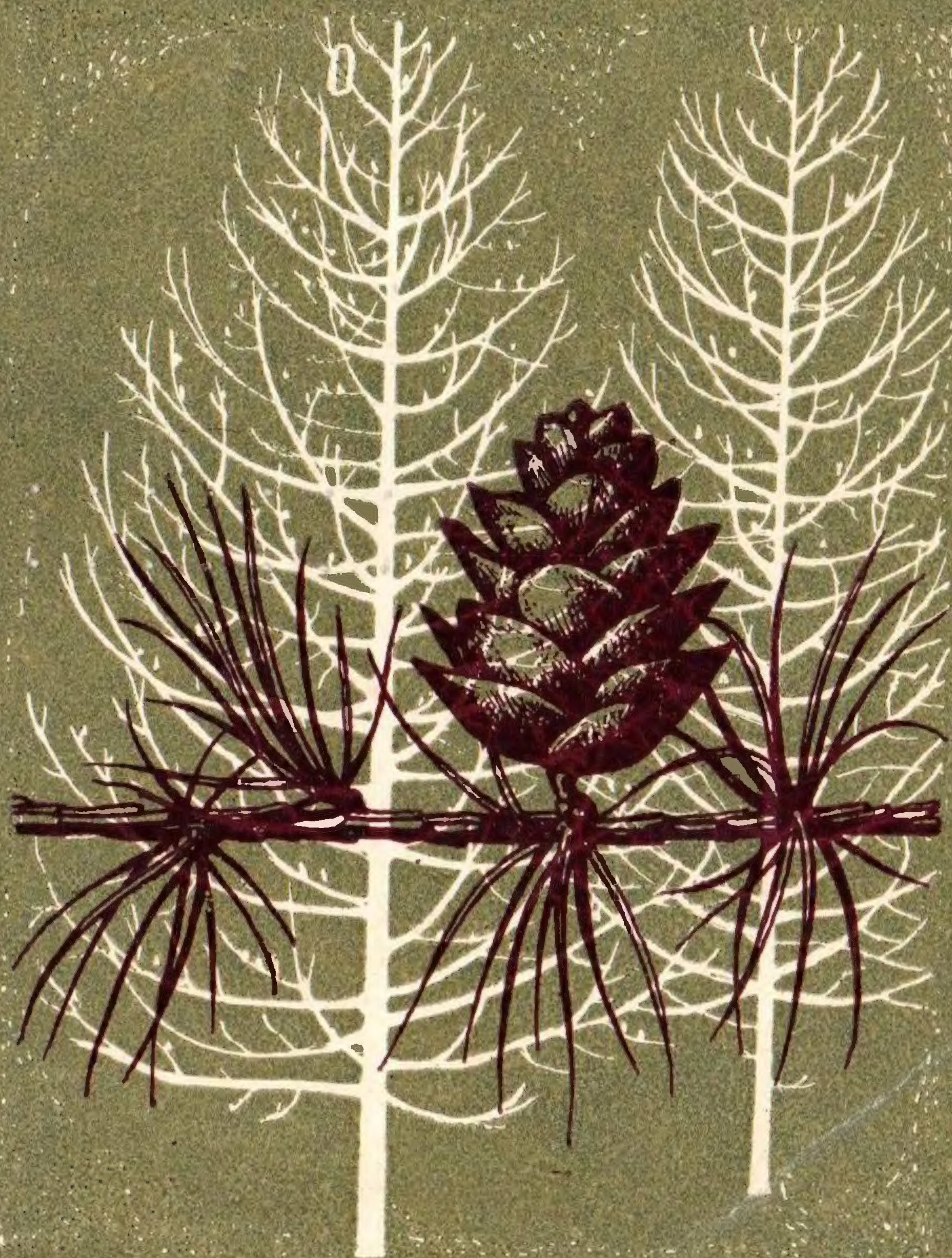
VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

А. П. Абаимов,
И. Ю. Коропачинский

ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА И КАЯНДЕРА





ИЗДАТЕЛЬСТВО
«НАУКА»
СИБИРСКОЕ
ОТДЕЛЕНИЕ

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

Глава 1. История ботанико-систематического изучения сибирских видов лиственницы . . 5

Глава 2. Географическое распространение лиственниц Гмелина и Каяндера и физико-географическая характеристика занятой ими территории 12

Глава 3. Некоторые морфологические и эколого-биологические особенности лиственниц Гмелина и Каяндера 30

Глава 4. Изменчивость морфологических признаков 36

Глава 5. Естественная гибридизация видов в зоне контакта ареалов 98

Заключение 110

Литература 113

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЛЕСА И ДРЕВЕСИНЫ ИМ. В. Н. СУКАЧЕВА

А. П. АБАИМОВ, И. Ю. КОРОПАЧИНСКИЙ

ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА И КАЯНДЕРА

Ответственный редактор
д-р с.-х. наук проф. *Л. К. Поздняков*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Новосибирск · 1984

УДК 634.0.17

Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. Лиственницы Гмелина и Каяндера.— Новосибирск: Наука, 1984.

Монография посвящена систематике, географии и внутривидовой изменчивости лиственниц Гмелина и Каяндера на территории Сибири. Особое внимание уделено интрогрессивной гибридизации. Приведены новые сведения об особенностях экологии этих видов, показаны границы их ареалов.

Книга представляет интерес для ботаников, дендрологов, специалистов лесного хозяйства.

Рецензенты *И. Н. Елагин, Э. Н. Фалалеев*

Анатолий Платонович Абаимов,
Игорь Юрьевич Коропачинский

ЛИСТВЕННИЦЫ ГМЕЛИНА И КАЯНДЕРА

Утверждено к печати
Институтом леса и древесины
им. В. Н. Сукачева СО АН СССР

Редактор издательства **Т. А. Никитина**
Художественный редактор **В. И. Шумаков**
Художник **Е. Ф. Гришин**
Технический редактор **Г. Я. Герасимчук**
Корректоры **Н. В. Лисина, Е. Н. Зимина**

ИБ № 23434

Сдано в набор 09.01.84. Подписано к печати 03.10.84. МН-02068. Формат 60×90$^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 3. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл. печ. л. 7,5. Усл. кр.-отт. 7,7. Уч.-изд. л. 8,6. Тираж 1000 экз. Заказ № 17. Цена 1 р. 30 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

А $\frac{3902000000-899}{042(02)-84}$ 318—84—IV

© Издательство «Наука», 1984 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Основными лесообразующими породами Восточной Сибири являются лиственницы Гмелина и Каяндера. Сформированные ими леса занимают огромную территорию от бассейна Ниж. Тунгуски на западе до бассейна Колымы на востоке и от южной границы СССР до предела распространения лесной растительности в Субарктике.

Насаждения из этих видов лиственницы служат объектом промышленной эксплуатации и одновременно выполняют в условиях сплошного распространения многолетней мерзлоты важные водоохранные, почвозащитные и климаторегулирующие функции. Несмотря на исключительно широкое географическое распространение и большую хозяйственную ценность, лиственничные леса изучены еще недостаточно. Если природные их особенности освещены в трудах В. Л. Комарова [1926, 1953], В. А. Поварницына [1937, 1949], Н. В. Дылиса [1950], Л. Н. Тюлиной [1954, 1958, 1959, 1962], Б. В. Чугунова [1955, 1961], В. Б. Сочавы [1956], Г. Ф. Старикова [1958], Л. К. Позднякова [1958, 1961а, 1969, 1975], А. И. Уткина [1959, 1960, 1965], Б. Н. Тихомирова, И. Ю. Коропачинского, Э. Н. Фалалеева [1961], С. С. Черемхина [1961], И. П. Щербакова, Г. Т. Уртаева [1961], И. П. Щербакова [1964, 1965а, б, 1971, 1975], Р. В. Чугуновой [1963, 1964, 1971], И. И. Панарина [1965], А. И. Бузыкина [1969], Ю. П. Зубова [1969], И. Ф. Новосельцевой [1969] и других ученых, то в вопросах географии, систематики, внутривидовой изменчивости и естественной гибридизации лесообразующих пород до сих пор еще много неясного. Исследования в этом направлении проводили Н. В. Дылис [1947, 1959, 1961], А. П. Абаимов, Б. А. Карпель, И. Ю. Коропачинский [Абаимов, 1977, 1978; Абаимов, Карпель, 1978; Абаимов, Карпель, Коропачинский, 1980] и др. Однако большое число изучаемых видов, известная условность границ и отсутствие достаточных фактических материалов из ряда районов Восточной Сибири затрудняли сравнительную оценку полиморфизма географических рас лиственницы. Не были рассмотрены особенности их взаимоотношения в зоне совместного произрастания.

В последние годы таксономические представления о сибирских видах лиственницы существенно изменились [Бобров, 1972а,

1978]. Получены новые данные об их экологической специализации [Карпель, 1969а, б; 1970, 1971а, б; Поздняков, 1975; Карпель, Медведева, 1977]. Отсюда возникает необходимость дальнейшего изучения систематики, географии, экологии и формового разнообразия лиственниц Гмелина и Каяндера, выявления закономерностей их изменчивости и характера взаимоотношений в полосе контакта ареалов.

Целью наших исследований было сравнительное изучение в широком географическом масштабе внутривидовой изменчивости лиственниц Гмелина и Каяндера, уточнение на этой основе границ распространения видов и выявление особенностей их взаимоотношений.

В соответствии с этим мы поставили следующие задачи:

1. Уточнить в ряде районов Восточной Сибири границы ареалов изучаемых видов.
2. Провести сравнительное исследование изменчивости наиболее важных в систематическом отношении морфологических признаков и некоторых эколого-биологических свойств лиственниц Гмелина и Каяндера.
3. Выявить географические закономерности их внутривидовой изменчивости.
4. Изучить особенности взаимоотношения лиственниц Гмелина и Каяндера в районах совместного произрастания.

Экспериментальный материал собирали в природных популяциях лиственниц в различных районах Якутской АССР, Красноярского края, Иркутской, Читинской, Амурской и Магаданской областей. В обработку включены данные по 188 популяциям, а также частично (по 38 популяциям) материалы, собранные по нашей просьбе другими исследователями.

На основании обработки обширных данных нам удалось впервые провести сравнительное изучение полиморфизма лиственниц Гмелина и Каяндера, вскрыть географические закономерности изменчивости основных морфологических признаков этих видов, представляющих диагностическую ценность, и установить наличие полосы переходных гибридных форм в зоне совместного их произрастания. Полученные сведения позволили очертить границы переходных популяций, возникших вследствие гибридизации.

Составленная по результатам исследований карта географического распространения восточно-сибирских видов лиственницы может быть использована при проведении лесоустроительных работ, решении вопросов лесорастительного и лесосеменного районирования, обоснования систем и способов рубок, обеспечения естественного возобновления леса. Материалы по внутривидовой изменчивости и гибридизации дают дополнительные сведения для планирования селекционных работ.

Глава 1

ИСТОРИЯ БОТАНИКО-СИСТЕМАТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ СИБИРСКИХ ВИДОВ ЛИСТВЕННИЦЫ

Вопрос о происхождении и генетическом отношении видов рода *Larix* обсуждался многими исследователями и имеет длительную историю. Однако в систематическом отношении лиственница до сих пор изучена еще недостаточно. В специальной литературе нет единого мнения не только об объемах некоторых таксонов и их приоритетных научных названиях, но и о числе видов лиственницы. Так, В. Н. Сукачев [1924] признает и описывает 14 видов, Н. В. Дылис [1961] — 20, Райт [Wright, 1962] — 15, Гауссен [Gaussen, 1966] — 18, Л. И. Милютин [Круклис, Милютин, 1977] — 17, Е. Г. Бобров [1978] — 16.

Впервые как самостоятельный род лиственница была выделена в 1754 г. английским ботаником Ф. Миллером. До этого Линней относил известную ему западно-европейскую лиственницу к роду *Pinus*. О существовании лиственницы в Сибири стало известно из опубликованной в 1749 г. И. Г. Гмелином «Сибирской флоры». Однако долгое время считалось, что на территории Сибири распространена та же лиственница, что и в Европе. Лишь спустя 80 лет К. Ф. Ледебуром сибирская лиственница была описана как самостоятельный вид. При этом в основу диагностики он взял только размеры шишек и форму чешуй. Опушенность семенных чешуй, считающаяся одним из основных диагностических признаков, конфигурация их плоскости, а также размеры прицветников не привлекали внимания автора вида.

По мнению Н. В. Дылиса [1947], «...эта краткость и схематичность предложенного диагноза служили источником разных недоумений с диагностикой и объемом вида, а в ряде случаев и основанием к игнорированию сибирской лиственницы как самостоятельного вида» (с. 3).

В 1845 г. Ф. И. Рупрехт [Бобров, 1972а] в работе о бореальной флоре Предуралья описал три вида русских лиственниц — *Larix ledebouri*, *L. gmelinii*, *L. kamtschatika*, очевидно, отрицая самостоятельность сибирской лиственницы. Несколько позднее в работе «Flora rossica» К. Ф. Ледебур принял выделенную Рупрехтом *L. ledebouri* и отметил распространение ее не только в европейской части России, но и в Сибири, и даже в Забайкалье. В отличие от Рупрехта Ледебур относил описанную им в 1833 г. *L. sibirica* к синонимам этого вида, из чего следует, что он не усматривал

различий между лиственницами европейской части. и Сибири. Из других видов им описывались западно-европейская, даурская и камчатская лиственницы. По таксономическим представлениям того времени все лиственницы были отнесены к роду *Pinus* и выделены в особый раздел *Larix*.

Как считает Н. В. Дылис [1961], начало дендрологического изучения лиственниц Сибири и Дальнего Востока связано с именами Турчанинова, Фишера, Траутфеттера и Рупрехта. В 1838 г. Н. С. Турчанинов предложил называть лиственницу, произрастающую в Забайкалье, даурской. Однако необходимое ботаническое описание вида было сделано несколько позже Траутфеттером (1844 г.) и Рупрехтом (1845 г.) [Дылис, 1961]. Причем первый предложил сохранить за этой лиственницей эпитет «даурская». Впоследствии он получил широкое распространение и в практике, и в научной литературе, а Рупрехт сделал текстуальное ботаническое описание на латинском языке под названием *Abies gmelinii* [1]. В качестве отличительных морфологических особенностей новой лиственницы он считал выемчатость и зазубренность края семенных чешуек шишек. Эта краткость диагноза также явилась одной из причин неточностей и даже ошибок в характеристике лиственницы даурской. Однако ее видовая самостоятельность в дальнейшем уже не подвергалась сомнению.

Дальнейший шаг в систематике рода *Larix* был предпринят Пачке [Patschke, 1913]. Он установил для рода *Larix* две секции — *Multiseriales* и *Pauciseriales*. К первой отнесены лиственницы, имеющие крупные шишки, а ко второй — *L. leptolepis*, *L. sibirica* и *L. dahurica*, отличающиеся мелкими и малочешуйными шишками с короткими прицветниками. Известные к тому времени другие виды из этой секции, в том числе и описанную по гербарным сборам финского ботаника Каяндера немецким дендрологом Майром [1906 г.) *L. cajanderi*, Пачке отнес к типичной даурской лиственнице, считая, что усмотренных Майром особенностей недостаточно даже для выделения разновидности.

Почти одновременно с обзором Пачке была опубликована работа В. Шафера [Szafer, 1913], в которой помимо обоснования видовой самостоятельности польской лиственницы значительно расширено представление об евроазиатских видах. В частности, он выделил в границах ареала лиственницы сибирской несколько форм (typica, culta, rossica, altaica). Как и Пачке, Шафер предложил внутривидовую группировку морфологически близких видов. Выделенные типы автор рассматривал как отдельные ветви разви-

[1] Е. Г. Бобров [1972а] убедительно доказал, что «...эпитет Рупрехта „*gmelinii*" относится к июлю 1845 г., а эпитет Траутфеттера „*dahurica*" в немецком издании — к 1846 г., а в русском — к 31 июля 1847 г.» (с. 60). Следовательно, приоритетным научным названием лиственницы даурской является *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. В литературном обзоре нами используются оба эпитета в связи с тем, что второй („*dahurica*") употребляется большинством отечественных исследователей.

тия рода *Larix*. Понимая лиственницу даурскую в весьма широком объеме, он отвергал видовую самостоятельность лиственниц курильской и Каяндера и относил их лишь к формам этого вида. Шафер одним из первых обратил внимание на широкую изменчивость различных морфологических признаков у лиственницы даурской и выделил целый ряд форм по окраске женских шишек и форме семенных чешуй. Он обратил внимание ботаников на тот факт, что лиственница даурская по морфологическим особенностям далека от европейской и сибирской и значительно ближе к американской. При изучении гербарных материалов, в которых были обнаружены образцы, сочетающие одновременно признаки лиственниц даурской и сибирской, Шафер описал естественные межвидовые гибриды под видовым эпитетом «лиственница Чекановского».

Наиболее важным этапом в систематическом изучении лиственниц стала работа В. Н. Сукачева [1924]. На основе анализа накопившихся к тому времени данных им были намечены основные этапы истории развития рода. Исходя из положений географо-морфологического метода систематики растений, он наметил шесть генетических рядов, дал их морфологическую характеристику, определил вероятные пути развития. Сибирские и дальневосточные виды В. Н. Сукачев объединил в два генетических ряда — Eurasiaticae и Paucisquamatae. К первому он отнес лиственницу сибирскую, а ко второму — даурскую и другие дальневосточные виды. При этом лиственница даурская рассматривалась им как сравнительно молодой прогрессивный вид, возникший на северо-востоке Азии на границе плейстоцена и голоцена «не только в процессе миграции, но, весьма вероятно, и на месте путем постепенного видоизменения» [1924, с. 30]. В дальнейшем В. Н. Сукачев [1931] описал два новых вида лиственницы на Дальнем Востоке — л. Любарского и л. приморская. Однако, как и в предыдущей работе, он не упоминает о *L. cajanderi*.

Ссылаясь на работы датских дендрологов Остенфельда и Ларсена, Н. В. Дылис [1961] отмечает, что они тоже не признали лиственницу Каяндера, считая, что она «ничем не отличается от рисунка Траутфеттера для *L. gmelinii*» (с. 18).

В. Л. Комаров [1934], анализируя видовой состав восточно-сибирских и дальневосточных лиственниц, сохраняет для даурской лиственницы эпитет *L. dahurica* Turcz. и также отвергает самостоятельность лиственницы Каяндера, признавая в ней всего лишь форму. Такое же мнение он высказал и относительно выделенных ранее в качестве самостоятельных видов *L. maritima* и *L. lubarskii*. Таким образом, В. Л. Комаров принимал за самостоятельные виды даурскую, камчатскую и ольгинскую лиственницы, рассматривая остальные в качестве форм *L. dahurica*.

Иного мнения в отношении систематики восточно-сибирских и дальневосточных лиственниц придерживался Б. П. Колесников [1946]. Он не только признал все выделенные до него таксоны, но наметил и описал еще три вида: лиственницу Миддендорфа,

л. Комарова и л. охотскую. Лиственницу Каяндера он рассматривал как более молодую ветвь, отходящую от л. даурской.

Наиболее подробно вопросы систематики отечественных лиственниц разработаны и освещены Н. В. Дылисом [1961]. В цикле Extremiorientales B. Kolesn. он выделяет лиственницу даурскую, л. приморскую и л. курильскую, а также лиственницу, произрастающую в Японии (*L. leptolepis* Gordon), и *L. principis-rupprechtii* Mayr, распространенную на северо-востоке Китая, в цикле Circumpolaris B. Kolesn.— лиственница ольгинская. К гибридным циклам он относит лиственницы Чекановского, охотскую, амурскую и Любарского. По мнению Н. В. Дылиса, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке произрастают пять видов лиственницы: даурская, сибирская, курильская, ольгинская и приморская. В границах ареала лиственницы даурской он предложил различать две географические расы: западную — типичную *L. dahurica* ssp. *dahurica* и восточную — *L. dahurica* ssp. *cajanderi* (Mayr) Dyl. Следовательно, Н. В. Дылис [1961] тоже отвергает видовую самостоятельность лиственницы Каяндера.

Подробное описание *L. cajanderi* как северной континентальной расы лиственницы даурской приводится во «Флоре СССР» [1934] и в сводке «Деревья и кустарники СССР» [1949]. Следует, однако, отметить, что видовая самостоятельность лиственницы Каяндера уже в этот период признавалась многими исследователями [Недригайлов, 1932; Стариков, 1958; Крылов, 1960; Тихомиров и др., 1961; и др.].

Рассматривая вопрос об истории развития лиственниц, Н.В. Дылис [1961] приходит к выводу о том, что лиственница сибирская в прошлом была распространена более широко по северо-востоку Азии. Он отмечает, что «на Таймыре у шишек даурской лиственницы есть черты, не типичные для нее (отвороченность чешуй и иногда значительное опушение их). Эти признаки, несмотря на полное отсутствие на большом протяжении Таймырского полуострова лиственницы сибирской, есть не что иное, как отзвук происшедшего в прошлом скрещивании лиственницы сибирской с даурской и вместе с тем определенное свидетельство сравнительно недавнего присутствия первой в таких местах, как окрестности с. Хатангского, удаленного от области современного распространения *L. sibirica* на 600—700 км» (с. 170). Аналогичного мнения о былом распространении лиственницы сибирской и отступлении восточной границы ее на запад придерживается и Е. Г. Бобров [1961], считая, что этот вывод «отвечает сложившемуся мнению о смене миграционных волн растительного покрова Средней Сибири на протяжении голоцена в соответствии с общеклиматическими переменами» (с. 322).

На основе анализа данных об ископаемых находках Н. В. Дылис заключает, что процесс деградации восточного рубежа ареала лиственницы сибирской начался с середины плейстоцена, а распространение лиственницы даурской неуклонно расширялось не только на запад и юг, но и в один из этапов голоцена также на се-

вер. Особенно интенсивно, по его мнению, этот процесс шел в раннем голоцене в связи с усилением континентальности климата и расширением площадей с многолетней мерзлотой. По мере продвижения на север лиственница даурская как порода, приспособленная к суровым климатическим условиям более, чем лиственница сибирская, быстрее занимала образующиеся экологические ниши, а на юге (особенно в период термического максимума), возможно, распространялась и с обратными отступлениями к востоку и северо-востоку, поскольку и современные границы этих двух видов оказались скошенными с северо-запада на юго-восток. Не останавливаясь подробно на экспансии лиственницы даурской, нужно подчеркнуть, что Н. В. Дылис [1961], развивая далее гипотезы В. Н. Сукачева [1924] и Б. П. Колесникова [1946] о генезисе лиственниц, приходит к выводу о том, что *L. dahurica* является дальнейшей эволюцией отдельных популяций лиственницы курильской и сформировалась на северо-востоке Азии в процессе глубоких изменений климата к середине плейстоцена. Восточная же раса лиственницы даурской, т. е. *L. dahurica* ssp. *cajanderi* (Mayr) Dyl., сформировалась к концу плейстоцена в результате интенсивного отбора и адаптации к континентальности и суровости климата в исходных популяциях *L. dahurica* ssp. *dahurica*. Впоследствии она освоила территорию крайнего Северо-Востока, заняла бассейны р. Колымы, Индигирки и Яны и вышла на равнины Центральной Якутии, на юге по бассейну Зеи достигла Станового хребта и смешалась затем с популяциями *L. dahurica* ssp. *dahurica*.

Е. Г. Бобров [1972а] подверг серьезной ревизии систематику рода *Larix*. Не находя сколь-либо существенных морфологических различий между лиственницей, распространенной западнее р. Оби, на Урале и Европейском Севере, и лиственницей, растущей на восток от Оби, по Енисею, на Алтае, в Саянах, Прибайкалье и Монголии, Е. Г. Бобров не признает целесообразности обособления лиственницы Сукачева в ранг самостоятельного вида, описанного Н. В. Дылисом [1947]. Ссылаясь на работу Шимака, он отмечает морфологическую идентичность хромосом *L. sibirica* и *L. sukaczevii*, обнаруженную при изучении их кариотипов.

Рассматривая далее лиственницу даурскую, Е. Г. Бобров восстанавливает приоритетное название этого вида — *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., а восточную расу — *L. dahurica* ssp. *cajanderi* (Mayr) Dyl. —признает за самостоятельный вид, описанный Майром с соответствующим эпитетом — *L. cajanderi* Mayr. Е. Г. Бобров оспаривает также выводы Н. В. Дылиса [1961] и относительно других дальневосточных лиственниц, за исключением *L. olgensis* A. Henry. Относительно гибридной *L. czekanowskii* Szaf., занимающей широкую полосу, протянувшуюся с севера на юг почти на 3 тыс. км [Милютин, 1974б], расхождений во взглядах исследователей нет.

Касаясь вопроса геологической истории рода *Larix*, Е. Г. Бобров [1972а] предполагает, что лиственницы, близкие к современ-

ным сибирской и даурской, появились на северо-востоке к началу плейстоцена, а л. Каяндера сложилась ко времени позднего плейстоцена. По его мнению, лиственница сибирская в плейстоцене продвигалась в Европу в качестве одного из доминантов «комплекса холодной плейстоценовой лесостепи, сложившейся в Средней Сибири» (с. 23). Предположения А. И. Васьковского [1959] об одновременном появлении на северо-востоке лиственниц сибирской и даурской Е. Г. Бобров [1972а] принимает с некоторыми оговорками, считая, что «*L. gmelinii* складывалась как вид, приспосабливаясь к существованию в пессимальных условиях на вечномерзлотных грунтах, в заболоченных равнинах севера.... В то же время *L. sibirica* адаптировалась к существованию в более благоприятных условиях, на более богатых, мощных и дренированных почвах нижних частей горных склонов» (с. 31—32). Весьма существенно его замечание и о том, что «в одном местообитании эти виды обычно не растут» (с. 28).

В ботанико-систематическом обзоре основных лесообразующих пород СССР Е. Г. Бобров [1978], рассматривая род *Larix*, вновь подчеркивает, что «нет нужды относить *L. cajanderi* в ранг подвида к *L. gmelinii* (с. 95), так как вид, установленный Майром, имеет определенный ареал и хорошо обособлен морфологически.

За последние годы опубликован ряд работ, в которых рассматриваются вопросы систематики и географии сибирских видов лиственницы. При этом одни исследователи [Поздняков, 1975; Щербаков, 1975; Карпель, Медведева, 1977], признавая приоритетное название лиственницы даурской, по-прежнему придерживаются номенклатуры Н. В. Дылиса [1961], а другие [Круклис, Милютин, 1977; Соколов и др., 1977] распространяют видовой эпитет «*gmelinii*» и на лиственницу Каяндера, не признавая тем самым, очевидно, ее видовой самостоятельности, хотя последнее весьма убедительно доказано работами Е. Г. Боброва [1972а, 1978].

Мы разделяем мнение Б. П. Колесникова [1946] и Е. Г. Боброва [1972а, 1978] о том, что *L. cajanderi* — наиболее молодой вид, сформировавшийся в конце плейстоцена в исходных популяциях лиственницы даурской. Сужение лесной зоны в период максимального оледенения способствовало изоляции лиственничников, сохранившихся в Алтайско-Саянской горной стране, Прибайкалье и Забайкалье [Нащокин, 1963], в бассейне Амура и севернее Станового хребта [Щербаков, 1975]. Обособление лиственницы Каяндера произошло, вероятнее всего, в северо-восточных районах очерченной зоны под действием наиболее сурового и континентального климата [Лузганов, Абаимов, 1977]. На приуроченность центра формирования и расселения лиственницы Каяндера к правобережной части бассейна Алдана указывает наибольшая производительность ее современных лесов. Изоляция данного района с юга и юго-востока обеспечивалась ледниками хребтов Станового, Джугджура, на западе — лесостепями Центральной Якутии, а на севере — горными ледниками Верхоянского хребта [Караваев, Скрябин, 1971]. Согласно выводам Л. Ф. Правдина [1975], за дли-

тельный период изоляции видов в ледниковых убежищах под влиянием изменившихся климатических условий в популяциях протекал естественный отбор в определенном направлении и происходила дивергенция многих признаков. Обособление географического изолята способствовало формированию в исходных популяциях лиственницы даурской молодого, дочернего, вида — *L. cajanderi* в конце плейстоцена. Господство на северо-востоке Азии в летнее время переноса нижних слоев атмосферы на север и северо-запад [Алисов, 1947] предопределило два магистральных пути расселения лиственницы Каяндера: по бассейну Алдана и долине Лены, а также в обход Верхоянья и хр. Черского в бассейнах Колымы, Индигирки и Яны. Препятствием к распространению лиственницы Каяндера по левобережью Лены явилось круглогодовое преобладание ветров западной четверти и течение рек с запада на восток. Те же факторы служили причиной исключительно быстрого освоения левобережной части бассейна Лены лиственницей сибирской. В это время *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr., по нашему мнению, все еще была изолирована холодными ландшафтами Станового и Олекмо-Чарского нагорий, лишь с дальнейшим потеплением климата она освоила правобережье Средней Лены.

Переход лиственницы Гмелина на левый берег Лены и проникновение ее в бассейны Нижней, а затем и Подкаменной Тунгуски в начале голоцена ознаменовались катастрофически быстрым исчезновением *L. sibirica* Ledeb. почти на всем протяжении между Енисеем и Леной. Причиной регрессии послужили опять-таки ветровые и водные потоки тех же направлений, что ранее способствовали экспансии лиственницы сибирской на восток, но уже несущие семена вида-конкурента, происходящего из более континентальных районов и лучше адаптированного к суровости климата и наличию многолетней мерзлоты.

Таким образом, обобщая изложенные материалы, можно заключить, что лиственницы, близкие к современным сибирской и даурской (Гмелина), сформировались на северо-востоке к началу плейстоцена, а лиственница Каяндера — лишь в конце плейстоцена в исходных популяциях родительского вида в процессе естественного отбора и дивергенции признаков. Особенности послеледникового расселения видов из рефугиумов, которое происходило под воздействием изменяющегося климата, определили и характер формирования их современных ареалов, а отсутствие безотказно действующих механизмов репродуктивной изоляции способствовало развитию процессов интрогрессивной гибридизации в зонах вторичного контакта и образованию гибридных популяций.

Глава 2

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ЛИСТВЕННИЦ ГМЕЛИНА И КАЯНДЕРА И ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЗАНЯТОЙ ИМИ ТЕРРИТОРИИ

Ареал видов рода *Larix* охватывает почти половину территории нашей страны. Причем если в европейской части лиственничные леса занимают сравнительно небольшие площади, главным образом на северо-востоке, то по мере продвижения на восток лиственница становится главной, а за Верхоянским хребтом и единственной лесообразующей породой. На долю насаждений с преобладанием лиственницы приходится 40,5% покрытой лесом площади [Дрожалов, 1979], а общий запас составляет около 26 млрд. м^3 [Дылис, 1981].

Для уточнения границ ареалов лиственниц Гмелина и Каяндера и очерчивания зоны контакта видов в качестве исходного нами был принят точечный метод. Первоначально каждое известное местообитание изучаемых лиственниц наносилось на карты масштаба 1 : 2 500 000 и 1 : 8 000 000, что позволило обеспечить необходимую детализацию вблизи окраин ареалов, а в дальнейшем при обобщении полученных данных и критическом анализе имеющейся в литературе информации использовались мелкомасштабные карты (1 : 25 000 000) и наряду с точечным был применен и контурный метод. Принято считать, что такое совмещение наиболее совершенно [Толмачев, 1974].

Основным материалом для уточнения границ ареалов и очерчивания совместного произрастания видов служили гербарные образцы, хранившиеся в Институте леса и древесины им. В. Н. Сукачева СО АН СССР, Центральном сибирском ботаническом саду СО АН СССР, Институте биологии ЯФ СО АН СССР, образцы зрелых шишек и молодых побегов, собранные нами в процессе экспедиционных работ в различных районах Восточной Сибири и Дальнего Востока в 1976—1980 гг., а также другими исследователями и любезно переданные нам для последующей обработки и анализа.

Всего исследовано около 350 гербарных листов из 140 географических пунктов, описано и проанализировано более 370 образцов зрелых шишек из 180 пунктов, расположенных на экспедиционных маршрутах общей протяженностью свыше 10 тыс. км, пролегающих по территории Якутской АССР, Красноярского края, Иркутской, Читинской, Амурской и Магаданской областей (рис. 1).

Уточнению и описанию границ ареалов исследуемых видов способствовала также обширная информация, накопившаяся в специальной литературе [Сукачев, 1924, 1934; Толмачев, 1932; Комаров, 1934, 1953; Дылис, 1947, 1959, 1961, 1981; Каппер,

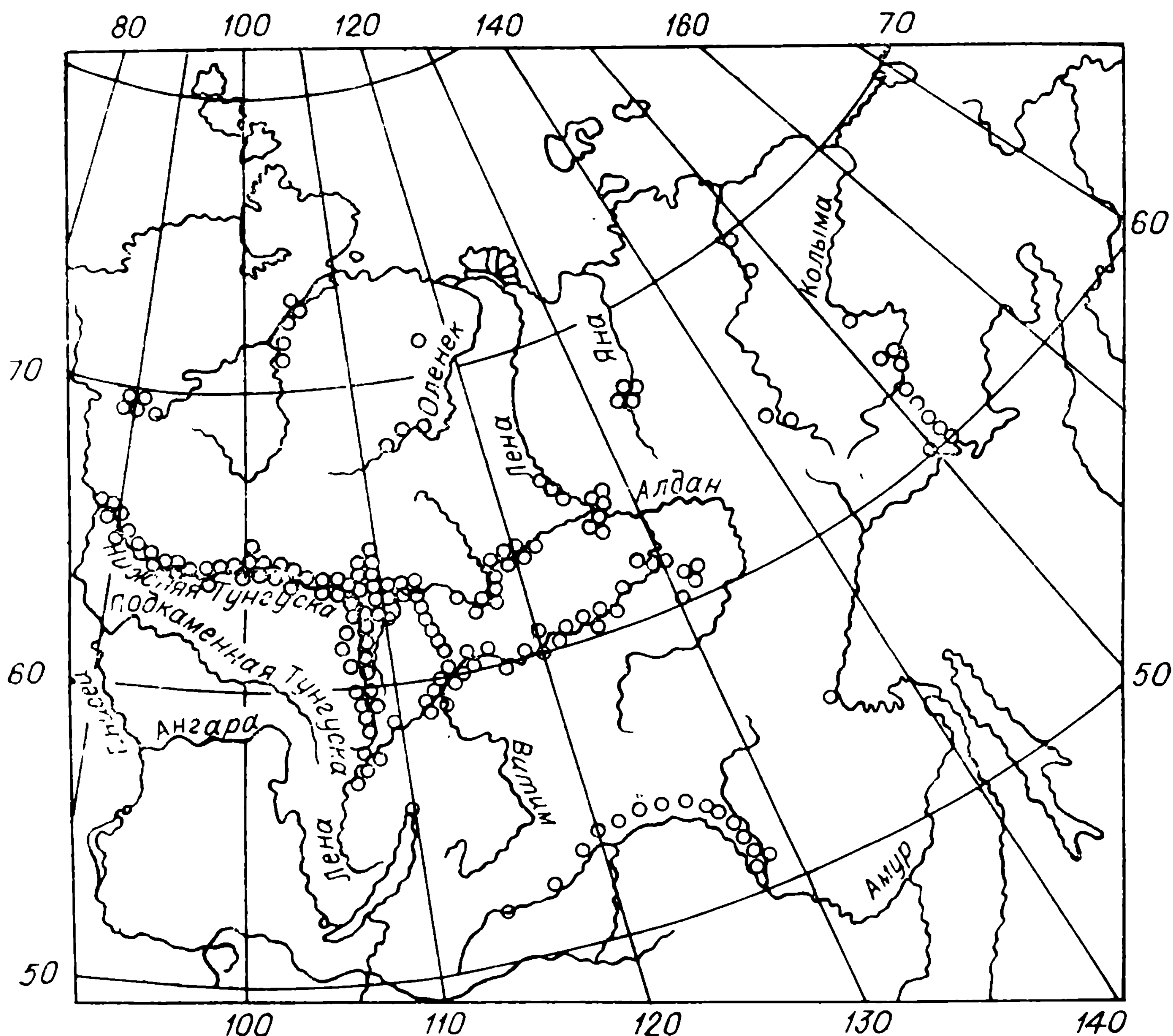


Рис. 1. Карта пунктов сбора материалов.

1954; Тюлина, 1954; Полозова, 1961; Шумилова, 1962; Соколов, Связева, 1965; Сергиевская, 1966; Милютин, 1966; Милютин, Кутафьев, 1967; Бобров, 1961, 1972а, 1978; Кутафьев, 1968; Куваев, 1971; Поздняков, 1975; Флора Путорана, 1976; и др.].

Частично результаты изучения географического распространения лиственниц Восточной Сибири опубликованы нами ранее [Коропачинский, Милютин, 1964; Абаимов и др., 1980].

Прежде чем приступить к характеристике границ, следует отметить, что исключительно широкое распространение лиственниц Гмелина и Каяндера не позволило нам собрать материалы из ряда отдаленных и пока еще труднодоступных районов. Это касается центральной части плато Путорана, северо-востока Магаданской области, северных районов Хабаровского края. Данное обстоятельство вынуждает нас довольствоваться анализами имеющихся, причем порой противоречивых литературных данных, а также описанием гербарных образцов. Из других частей ареалов в нашем распоряжении были достаточно многочисленные и полноценные материалы, позволяющие уточнить границы видов и установить особенности их взаимоотношения в зоне совместного произрастания.

По нашему мнению, несмотря на, казалось бы, хорошую изученность, все еще существуют ошибочные представления о границах ареалов сибирских видов лиственницы. В некоторых работах [Деревья..., 1949; Комаров, 1934; Шумилова, 1962; Тимофеев, 1968; Атлас..., 1973; и др.] восточная граница ареала лиственницы сибирской и западная граница л. даурской (Гмелина) налагаются друг на друга или контактируют. Причем даже в специальном издании [Соколов и др., 1977] на большем протяжении границы этих лиственниц показаны перекрывающимися, а полоса переходных гибридных форм почти полностью налагающейся на ареал лиственницы Гмелина. Все, кто изучал гибридные популяции восточно-сибирских лиственниц [Бобров, 1961, 1972а, б; Дылис, 1959, 1961; Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, Кутафьев, 1967; Карпель, 1974; Милютин, 1974; и др.] на стыке их ареалов, приходят к единому мнению, что наблюдаемое многообразие форм, отражающих переходы тех или иных диагностических признаков родительских видов, сложилось в результате интрогрессивной гибридизации при экспансии лиственницы даурской на запад как более молодого вида, обладающего высокой фитоценотической устойчивостью. Таким образом, согласно сложившимся представлениям, ареалы названных видов разделены полосой гибридных популяций, достигающей на юге ширины в несколько сот километров и сужающейся по мере продвижения на север. География лиственницы сибирской изучена достаточно хорошо и освещена Н. В. Дылисом [1961]. Но, пожалуй, наиболее подробно и правильно восточная окраина ареала этого вида и полоса переходных гибридных форм (*L × czekanovski*), образующаяся в зоне контакта с лиственницей Гмелина, очерчены и описаны Л. И. Милютиным [Круклис, Милютин, 1977]. Это освобождает нас от необходимости останавливаться на детальной характеристике западной границы лиственницы Гмелина. Однако проведенное нами специальное изучение сибирских видов лиственницы и анализ доступных литературных сведений позволяют высказаться относительно ряда дискуссионных вопросов, касающихся географии исследуемых видов.

Северная граница области распространения лиственниц Гмелина и Каяндера проходит от Анадырского залива к устьям рек Колымы, Индигирки и Яны, доходит до начала дельты Лены [Щербаков, 1975; Полозов, 1961] и далее, пересекая 70° с. ш., направляется к низовьям Хатанги, поднимаясь за 72° с. ш. [Толмачев, 1932; Дылис, 1961; Крючков, 1972; Поздняков, 1975; и др.]. Здесь повсеместно лиственницы Гмелина и Каяндера образуют крайний северный предел распространения древесной растительности.

Мнения о западной и особенно о северо-западной границе лиственницы Гмелина весьма разноречивы. Это объясняется прежде всего отсутствием достаточного количества образцов из данного района и общей слабой флористической изученностью, хотя в последние годы появились публикации, в значительной мере восполняющие этот пробел. Так, Л. И. Милютин и В. П. Кутафьев

[1967] считают, что западная граница лиственницы даурской совпадает здесь с пределом распространения многолетней мерзлоты. Несколько позже Л. И. Милютин [1974], ссылаясь на работу В. Б. Куваева [1971], отмечает, что в условиях гор Путорана гибридная зона вообще отсутствует и наблюдается непосредственный стык ареалов родительских видов. Однако позднее он [Круклис, Милютин, 1977] признает ошибочность выводов В. Б. Куваева о непосредственном контакте и считает, что «на юге Путорана гибридная зона, как и в других районах севера, имеет небольшую ширину» (с. 32). Мы разделяем мнение Л. И. Милютина о том, что, имея разную экологию, лиственницы сибирская и Гмелина не могут вступать в непосредственный контакт. По этой же причине вызывают возражения карты географического распространения лиственниц, приведенные в книге «Флора Путорана» [1976], согласно которым в ряде географических пунктов встречаются и *L. sibirica*, и *L. gmelinii*, и гибридные формы. Мы наблюдали и изучали в этом районе (побережье оз. Лама, Нижняя Тунгуска) 30 популяций и в каждой из них встречали или «чистые» родительские виды, или гибридные формы с разным сочетанием признаков гибридизирующих лиственниц, или особей одного из родителей в сочетании с гибридами. Нам не представилась возможность наблюдать присутствие в одном местообитании одновременно лиственниц сибирской, Гмелина и Чекановского. На характере взаимоотношения видов в зоне контакта мы остановимся подробнее несколько позже. Здесь же следует отметить, что западная граница лиственницы Гмелина проходит чуть западнее верховий Хеты, пересекает восточную оконечность оз. Лама и направляется к югу.

Сведения Ю. П. Пармузина [1962] о распространении на плато Путорана лиственницы сибирской вплоть до озер Аян и Виви вряд ли можно принять безоговорочно. Согласно «Флоре Путорана» [1976], здесь же распространена и лиственница Гмелина.

Далее, пересекая в центральной части оз. Хантайское, граница выходит к низовьям Нижней Тунгуски и поворачивает на юго-запад. Нами установлено, что западная окраина ареала лиственницы Гмелина пересекает Нижнюю Тунгуску вблизи устья р. Учами, т. е. примерно в 420—450 км восточнее Туруханска. Таким образом, ширина гибридной зоны, вопреки сложившимся представлениям о значительном сужении ее по мере продвижения на север, достигает в нижнем течении Нижней Тунгуски 350—370 км.

Затем граница лиственницы Гмелина переходит в междуречье Нижней и Подкаменной Тунгуски. Несколько севернее с. Байкит она поворачивает дальше на восток, пересекает р. Илимпею в ее верхнем течении и вновь выходит на Нижнюю Тунгуску чуть южнее с. Хамакар (р. Средняя Кочема), а на границе с Якутской АССР окраина ареала пересекает р. Чону вероятнее всего между ее притоками Юктали и Ниж. Юктали и тянется к верховьям р. Улахан Ботуобуя. Затем граница проходит в 20—25 км севернее Ленска и, круто поворачивая на юго-запад, переходит на правобережье у пос. Батамай, направляясь далее в бассейн Витима.

Отсюда сведений для точного очерчивания окраины ареала тоже недостаточно. По мнению Л. И. Милютина [Круклис, Милютин, 1977], граница «достигает северного побережья Байкала юго-западнее Нижнеангарска и переходит на восточное побережье, где она идет... через устье р. Шангнанды [Тюлина, 1954] и западнее Еравнинских озер уходит в Читинскую область» (с. 35). В Забайкалье западная граница изучена наиболее подробно [Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, Круклис, 1968; Круклис, Милютин, 1977; и др.]. Она пролегает восточнее г. Хилок, несколько южнее с. Николаевского, пересекает р. Ингоду в верхнем течении и в 30—40 км восточнее с. Кыра уходит за пределы государственной границы СССР на территорию Монгольской Народной Республики.

Особенно противоречивы мнения относительно восточной границы лиственницы Гмелина. Прежде всего это связано с разным пониманием объема вида.

Н. В. Дылис [1961], предлагая различать западную и восточную расы лиственницы даурской, проводит границу между ними примерно по 120—123° в. д. Причем крайние восточные местонахождения западной расы им показаны в бассейне р. Уды и средней части бассейна р. Буреи.

В «Атласе лесов СССР» [1973] ареал лиственницы даурской приводится без разделения на расы от его западной окраины до побережья Охотского моря.

С. Я. Соколов и другие [1977], признавая приоритетное научное название лиственницы даурской, распространяют эпитет «*gmelinii*» и на ареал лиственницы Каяндера.

Е. Г. Бобров [1972а, 1978], разделяя лиственницу даурскую на два самостоятельных вида (*L. gmelinii* и *L. cajanderi*), проводит границу между ними несколько иначе. Он считает, что восточная окраина ареала лиственницы Гмелина проходит по правобережью Лены, от низовий к ее среднему течению. Далее, от устья Алдана, она поворачивает на юго-восток и в средней части его бассейна — на юг, к Удской губе, и доходит до побережья Охотского моря, затем поворачивает на юго-запад по Буреинскому хребту, пересекает Амур в среднем течении и уходит к Мал. Хингану. Описываемые границы очень условны (рис. 2). Разграничительная линия между западной и восточной расами лиственницы даурской [по Дылису, 1961] и граница между ареалами лиственниц Гмелина и Каяндера, очерченная Е. Г. Бобровым [1972а], не совпадают на 200—250 км в северной части и более чем на 500—600 км на юге. Раньше мы высказывали мнение о том, что в спорном регионе может происходить интрогрессивная гибридизация [Лузганов, Абаимов, 1977]. И в дальнейшем при изучении изменчивости лиственниц Гмелина и Каяндера в различных районах Сибири установлено, что основные диагностические признаки (угол отклонения семенных чешуй, ширина и форма зрелых шишек), позволяющие различать эти виды в природной обстановке, имеют четко выраженную географическую зависимость. В зоне контакта лиственницы

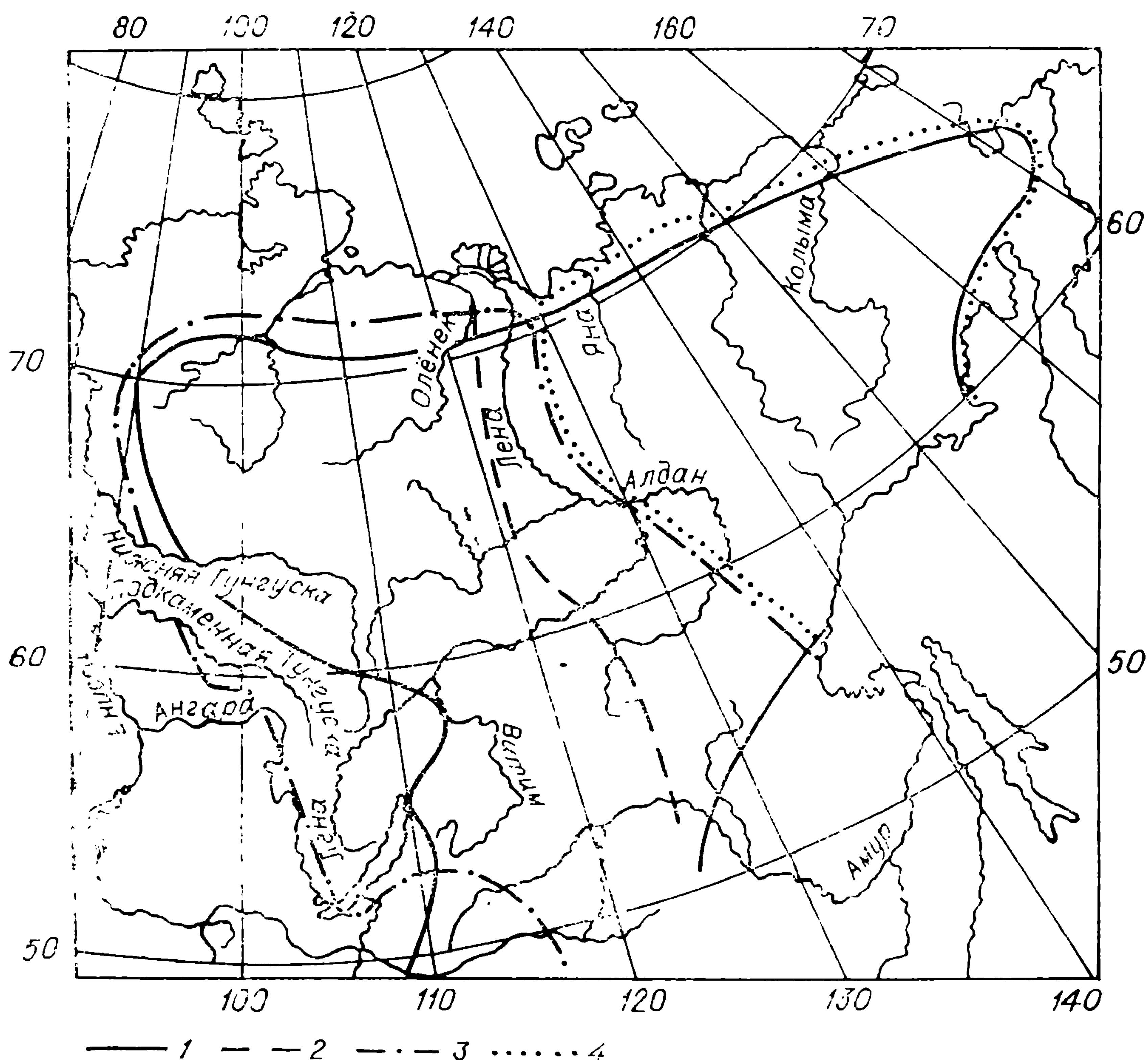


Рис. 2. Ареалы лиственниц Гмелина и Каяндера (по литературным данным).
Границы: 1 — ареала л. даурской по Н. В. Дылису [1961] и Л. К. Позднякову [1975]; 2 — между западной и восточной расами л. даурской по Н. В. Дылису [1961] и Л. К. Позднякову [1975]; 3 — ареала л. Гмелина по Е. Г. Боброву [1972]; 4 — ареала л. Каяндера по Е. Г. Боброву [1972].

вступают в гибридизацию и образуют полосу переходных гибридных форм, которая на юге достигает ширины 600 км, а общая ее площадь составляет примерно 350 тыс. км^2 [Абаимов и др., 1980; Абаимов, Коропачинский, 1979]. Полученные нами сведения существенно меняют представление о границе между *L. gmelinii* и *L. cajanderi* (рис. 3). Прежде чем приступить к ее характеристике, следует отметить значительное расширение полосы гибридных форм по мере продвижения к югу. Объясняется это, очевидно, тем, что в южных районах Сибири указанные виды растут в горах, где высотные пояса резко различаются по своей почвенно-климатической характеристике. Имея бесспорно различную экологию, они взаимно смещаются по разным высотным поясам. В частности, *L. cajanderi* проникает далеко на запад вдоль верхней границы лесного пояса, а *L. gmelinii* — на восток по элементам рельефа, имеющим меньшие абсолютные высоты и, следовательно, характеризующимся более мягким климатом и более теплыми почвами.

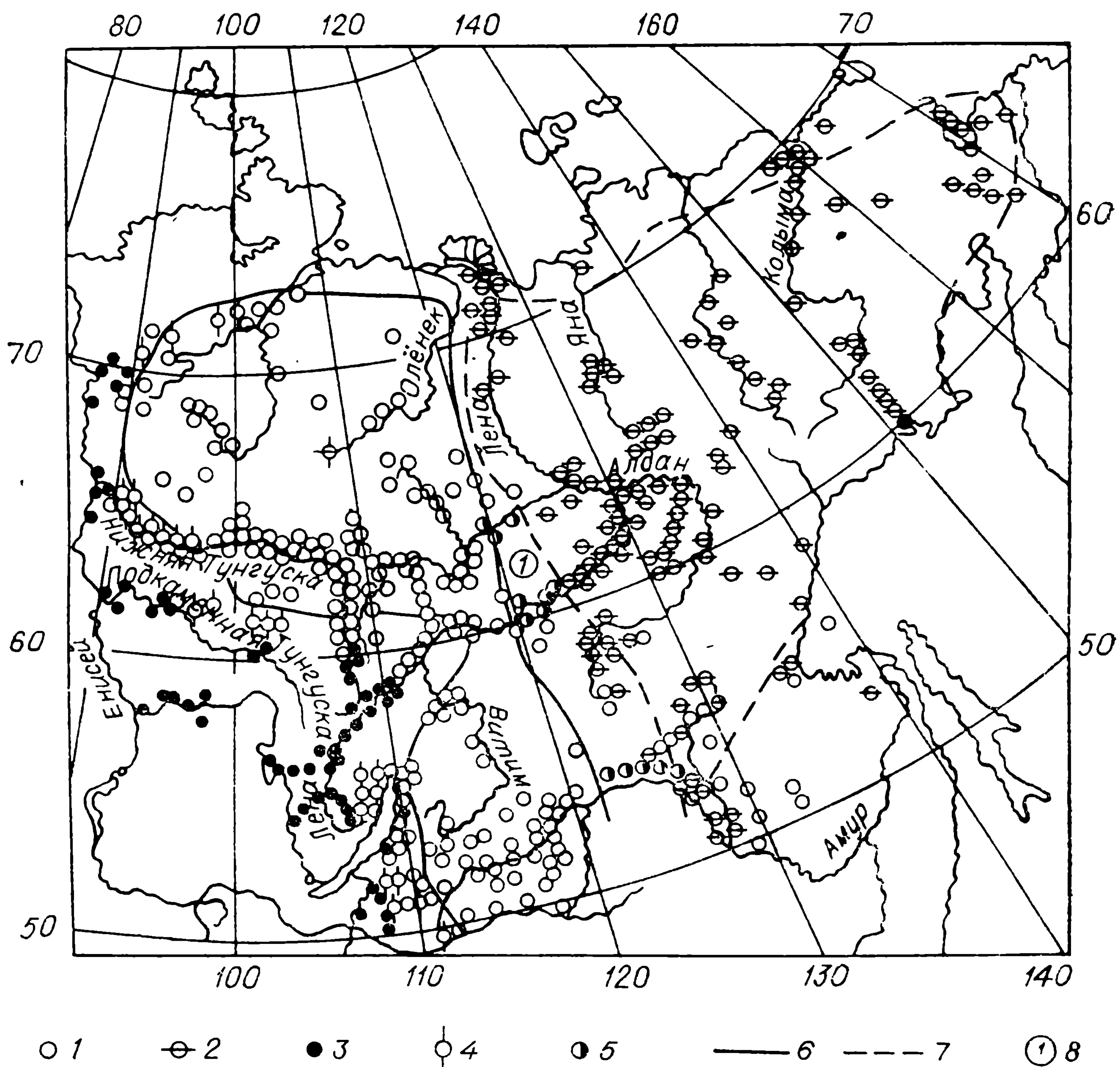


Рис. 3. Географическое распространение восточно-сибирских видов лиственницы.

1—л. Гмелина; *2*—л. Каяндера; *3*—л. сибирская; *4* — л. Чекановского; *5* — переходные формы в зоне контакта ареалов лиственниц Гмелина и Каяндера; границы ареала: *6* — л. Гмелина, *7* — л. Каяндера; *8* — гибридные популяции в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера.

Аналогичное явление наблюдалось нами ранее при изучении гибридных популяций в полосе контакта лиственниц сибирской и даурской в Прибайкалье [Коропачинский, Милютин, 1964].

На севере Якутской АССР восточная граница лиственницы Гмелина пролегает по правобережью р. Оленек и опускается к югу, пересекая р. Муну около 120° в. д. Она проводится с известной условностью в связи с отсутствием из этого труднодоступного района достаточного количества гербарных сборов. На Вилюе она выходит чуть западнее его правого притока р. Тонгуо. Опускаясь далее к югу, граница пересекает Лену в 40—50 км западнее Олекминска и переходит в бассейн р. Олекмы, несколько отклоняясь к юго-востоку. Согласно Н. В. Дылису [1961], в верхнем течении Олекмы также распространена типичная *L. dahurica* ssp. *dahurica*, или лиственница Гмелина. В южной части восточная окраина ареала проходит примерно у пос. Амазар, т. е. вблизи восточной ад-

министративной границы Читинской области, и опускается к центральной части Бол. Хингана.

Для очерчивания западной границы ареала лиственницы Каяндера мы располагали более обширными литературными сведениями, гербарными материалами и сборами зрелых шишек.

В северной части граница проходит по левобережью Лены, не удаляясь от ее долины более чем на 70—100 км. Интересно отметить, что в Северной Якутии она очень близко совпадает с западным пределом распространения кедрового стланика и березы Миддендорфа [Соколов и др., 1977], чего не наблюдается на Лено-Вилюйском водораздельном пространстве и южнее. На Вилюе граница проходит немного восточнее пос. Кысылсыра (у нас имеются сборы из окрестностей с. Мастах, здесь уже распространена типичная *L. cajanderi*).

Южнее граница пролегает несколько западнее с. Бердигестях и в окрестностях пос. Малыкан пересекает Лену. В среднем течении Алдана (судя по гербарным сборам, хранящимся в Институте биологии ЯФ СО АН СССР) также распространена типичная лиственница Каяндера. Н. В. Дылис [1961] отмечает присутствие этой лиственницы на юге Якутии в окрестностях поселков Нюрингри и Нагорного вдоль тракта Якутск — Большой Невер.

В Амурской области западная граница *L. cajanderi* просматривается по правобережной части бассейна р. Зеи и в районе г. Шимановского уходит на юг за пределы территории СССР. Таким образом, если в Центральной Якутии полоса переходных гибридных форм достигает ширины порядка 250—300 км, то на юге ареалов она увеличивается до 500—550 км.

Наименее изученной остается восточная окраина ареала лиственницы Каяндера. Достигнув на крайнем Северо-Востоке СССР среднего течения Анадыря, граница поворачивает на юго-запад, пересекает Пенжинский хребет и выходит на побережье Охотского моря. В районе Прибрежного хребта лиственница Каяндера вступает в контакт с *L. kamtschatica* [Бобров, 1978], а возможно, и с гибридными формами дальневосточных лиственниц. Определенным свидетельством этому является наличие черт, не свойственных ей в других частях ареала. В некоторых популяциях, расположенных у побережья Охотского моря, у значительной части особей нами отмечалось наличие ложковидных по конфигурации плоскости чешуй с округлой формой верхнего края, что присуще ряду дальневосточных видов рода *Larix*.

Южнее Удской губы границу можно провести весьма приближенно (см. рис. 3). Это связано, во-первых, с существующими противоречиями относительно названий и места произрастающих здесь лиственниц в систематике рода, а во-вторых, с необходимостью более тщательного выявления особенностей взаимоотношений *L. cajanderi* с дальневосточными лиственницами. Во всяком случае, имеющиеся в нашем распоряжении образцы зрелых шишек из низовьев р. Зеи, где было исследовано семь популяций, и из окрестностей пос. Чульмикан (Удская губа) свидетельствуют

о том, что произрастающая здесь лиственница находится значительно ближе по своим диагностическим признакам к типичной *L. cajanderi*, нежели к какому-либо другому виду.

Таким образом, можно заключить, что лиственницы Гмелина и Каяндера, являясь самостоятельными видами, хорошо обособлены географически. Ареалы обоих видов имеют сплошной характер с почти непрерывным протяжением по всей территории между Енисеем и побережьем Охотского моря. Северная граница их ареалов совпадает с северным пределом распространения древесной растительности и обусловливается климатическими факторами. Юго-восточная окраина ареала лиственницы Каяндера лимитируется конкуренцией с дальневосточными видами рода *Larix* и доминирующим развитием формаций тёмнохвойных лесов.

В пределах границ Сибири *L. gmelinii* занимает по приблизительным подсчетам территорию в 1,9 млн. км², а *L. cajanderi* — 2,6 млн. км².

В зоне контакта видов наблюдается процесс интрогрессивной гибридизации, вследствие которого возникла полоса гибридных популяций, занимающая примерно 350 тыс. км², или около 7% от общей площади ареалов гибридизирующих видов.

Территория, занятая в пределах СССР ареалами лиственниц Гмелина и Каяндера, расположена между 49—71° с. ш. и 90—170° в. д. Протяженность ее с севера на юг около 2800 км, а с запада на восток — более 4 тыс. км. Она включает Якутскую АССР, северо-восточную часть Красноярского края, север Иркутской области, большую часть Читинской, Амурской и Магаданской областей, Бурятской АССР и северные районы Хабаровского края.

Строение поверхности этого огромного региона весьма сложно и разнообразно. Здесь встречаются все типы растительности, свойственные Восточной Сибири,— от арктических пустынь и высокогорных тундр до безлесных степей на юге и широколиственных лесов на Дальнем Востоке. Характеристика физико-географических условий района исследований достаточно подробно описана в литературе [Алисов, 1947; Поварницын, 1949; Сочава, 1956; Воскресенский, 1962; Панарин, 1965; Уткин, 1965; Караваев, Скрябин, 1971; Щербаков, 1975; Поздняков, 1975; и др.]. Для освещения общих закономерностей формирования современных ареалов изучаемых лиственниц и особенностей их экологической специализации здесь приводятся лишь некоторые сведения о природных условиях региона.

Рельеф. Рельеф названных ранее крупнейших административно-территориальных единиц исключительно сложен и разнообразен: огромные горные сооружения, возвышенности и плоскогорья сменяются обширными низменностями.

В северной части Красноярского края, вдоль прибрежной полосы между горами Бырранга и Среднесибирским плоскогорьем, простирается сравнительно узкой полосой до низовьев р. Колымы Северо-Сибирская низменность. Рельеф ее однообразен и лишь отдельные всхолмления поднимаются на 200—300 м над ур. м.

На севере Среднесибирское плоскогорье примыкает к Северо-Сибирской низменности, на западе подходит к Западно-Сибирской низменности, на юге и юго-востоке ограничивается горами Восточного Саяна, а на востоке сопряжено с Центральноякутской низменностью. Плоскогорный рельеф (400—600 м) глубоко расчленен речными долинами. В Иркутской области и Якутской АССР плоскогорье имеет высоты от 300 до 500 м, а в верховьях р. Оленека до 70°—800 м над ур. м.

На западе Якутии, в пределах восточных окраин Среднесибирского плоскогорья, выделяются Анабаро-Оленекское, Оленекско-Вилюйское, Лено-Алданское плато и Приленская возвышенность.

Вдоль среднего течения р. Лены и ее главных притоков, Вилюя и Алдана, обширные площади занимает слабовсхолмленная Центральноякутская равнина с высотами от 90 до 400 м над ур. м.

На правобережье р. Лены, почти от устья на севере и до среднего течения р. Алдана на юге, сплошной дугой простирается Верхоянский хребет. Он обрамляет с запада и юго-запада Яно-Колымскую горно-складчатую страну с бассейнами рек Яны, Индигирки и Колымы и состоит из ряда параллельных горных кряжей: Хара-Улахского, Орулганского хребтов, хр. Сунтар-Хаята с центром современного оледенения и других. Высотные отметки их от 1200 до 2500 м (гора Мус-Хая — 2959 м) постепенно снижаются при продвижении с юга на север.

Восточнее Верхоянского хребта и параллельно ему расположен хр. Черского. Между ними простираются Янское, Оймяконское и Нерское нагорья. Это горные гряды с многочисленными ущельями, межгорными котловинами и речными долинами.

Северо-восточнее расположен Момский хребет со средне- и низкогорным рельефом. Он примыкает к Яно-Индигирской и Колымской низменностям. В междуречье Колымы и Омолона находится Юкагирское плоскогорье, а восточнее него протянулся Колымский хребет, примыкающий на севере к Анадырскому плоскогорью. Далее к северо-востоку от перешейка п-ва Камчатка расположено Карякское нагорье. Между ним и Анадырским плоскогорьем размещена Анадырско-Пенжинская депрессия.

На юге очерченной территории хребты Джугджур и Сунтар-Хаят, Охотско-Колымское нагорье образуют водораздельную линию бассейнов рек Колымы, Индигирки, Алдана и рек, впадающих в Охотское море. Восточные микросклоны этих горных цепей подвержены некоторому влиянию Охотского моря [Щербаков, 1975].

В юго-западной части описываемой территории, в правобережье верхнего и среднего течения р. Лены, выделяются Северо-Байкальское, Патомское, Олекмо-Чарское и обширное Алданское нагорья. Последнее примыкает к северным предгорьям и отрогам Станового хребта (высота от 1500 до 2400 м над ур. м.).

Горы Прибайкалья и Станового нагорья представляют систему параллельных хребтов с абсолютными отметками до 1500—2500 м, протянувшихся с юго-запада на северо-восток. Среди них выделя-

ется Баргузинский хребет с хорошо выраженными альпийскими формами рельефа и многочисленными следами оледенения [Бузыкин, 1969].

Вдоль юго-западной оконечности Байкала размещены хребты Улан-Бургасы и Хамар-Дабан, отличающиеся более сглаженными формами рельефа (1300—1800 м над ур. м.).

В пределах Читинской области, с юго-запада на северо-восток, параллельно Яблоновому хребту простираются хребты Черского, Даурский, Борщевочный, Малханский, Урюмканский, Нерчинский и др. Абсолютные высоты колеблются от 800 до 1500 м, а наиболее высокие точки — гольцы Кропоткина, Сохондо — достигают 1911 и 2500 м [Панарин, 1965]. Горные массивы сильно изрезаны речными долинами. На юго-востоке области наиболее пониженным участком является долина р. Амур, а на севере — долина р. Чары.

На территории Амурской области, южнее восточной оконечности хребтов Станового и Джугджур, более чем на 1200 км с запада на восток простирается горная система Янкан — Тукурингра — Соктахан — Джагды со следами древнего оледенения. Эта горная дуга распадается на отдельные массивы и отделяет Верхнезейскую равнину от Амурско-Зейской и Зейско-Буреинской. На востоке области располагаются хребты Туран, Эзоп, Ям-Алинь и Селемджинский. В четвертичное время рассматриваемая горная группа также была одним из центров древнего оледенения. Такова краткая характеристика рельефа исследуемого региона. Следует только подчеркнуть, что проиллюстрированные особенности строения поверхности существенно влияют на формирование климата. Горные сооружения препятствуют проникновению сухих и теплых воздушных масс с юга и резко ограничивают влияние Тихого океана, в то же время арктический воздух беспрепятственно проникает в глубь континента.

Почвы. Своеобразие геоморфологических, гидрологических и климатических факторов огромной территории обусловило большое разнообразие характера и направления почвообразовательных процессов. На большей части региона в строении почвенного покрова отчетливо прослеживается широтная зональность.

В таежной зоне выделяются три подзоны: северо-таежная, среднетаежная и южно-таежная. Для первых двух в пределах Среднесибирского плоскогорья характерно длительное сохранение низких температур в большей части почвенной толщи, связанной с длительной сезонной и многолетней мерзлотой. В Красноярском крае и в северо-западных районах Якутской АССР в северо-таежной подзоне преобладают глеево-мерзлотно-таежные и глеево-мерзлотно-торфянистые почвы. Для среднетаежной подзоны Красноярского края А. Б. Жуков и другие [1969] отмечают на Среднесибирском плоскогорье доминирование длительно-мерзлотных в той или иной мере оглеенных почв.

Центральную часть Якутской АССР занимают главным образом дерново-лесные палевые осолоделые почвы [Щербаков, 1975;

и др.], а в юго-западных приленских районах и на значительной части Алданского обычны почвы подзолистого ряда, включая и таежные слабооподзоленные. Мерзлотно-таежные полевые осолоделые почвы довольно широко распространены в нижнем течении Вилюя и в северной части Лено-Алданского междуречья.

В бассейне верхнего Алдана на характере почвенного покрова проявляется вертикальная поясность. Здесь чаще встречаются горно-мерзлотно-таежные почвы на кристаллических кислых породах и реже — горно-тундровые и горно-мерзлотно-таежные. В пределах Яно-Колымской горно-складчатой страны распространены горно-мерзлотно-таежные и горно-тундровые почвы, а для Яно-Индигирской и Колымской низменностей характерно преобладание глеево-мерзлотно-таежных полуболотных почв [Поздняков, 1969].

Особенно разнообразен почвенный покров южных горных районов. На территории Бурятской АССР А. И. Бузыкин [1969] отмечает преобладание горных подзолистых иллювиально-железистых и горно-дерновых лесных почв.

И. Ф. Новосельцева [1969], характеризуя Тунгиро-Олекминскую лесорастительную провинцию и Становое нагорье в Читинской области, описывает горно-мерзлотно-таежные, горно-мерзлотно-глеево-таежные, гольцово-тундровые, горно-таежно-торфянисто-мерзлотные, горно-таежно-оподзоленные и подзолистые иллювиально-железистые почвы. В Чикойско-Ингодинской провинции под лиственничными лесами наиболее распространены горно-лесные слабо- и среднеподзолистые и торфянисто-иловато-глеевые почвы. Даурской лесорастительной провинции свойственно преобладание мерзлотных лугово-лесных, мерзлотно-торфянисто-глеевых и мерзлотно-луговых почв.

По данным Ю. П. Зубова [1969], в Амурской области горные лиственничники занимают слаборазвитые, слабо- и среднеоподзоленные щебенистые и каменистые почвы, а в условиях равнинного рельефа они распространены на торфянистых и полуболотных почвах. Под рододендроновыми и наиболее широко представленными в области брусничными лиственничниками развиваются бурые таежные почвы. Для лиственничников багульниковых, кустарниковых и осоково-вейниковых характерны бурые таежно-мерзлотные и болотные почвы с близким залеганием мерзлоты.

Таким образом, несмотря на исключительное многообразие в характере почвенного покрова, почти повсеместно проявляется влияние многолетней мерзлоты как на процессы почвообразования, так на температурный и водный режимы почв.

Гидрография. По количеству рек и озер, запасам пресной воды, гидроэнергетическим возможностям, длине водных путей и исключительной сложности гидрографической сети описываемая территория не имеет себе равных.

Самыми крупными водными артериями являются Енисей (основные притоки Ангара, Подкаменная и Нижняя Тунгуска) и Лена (Витим, Олекма, Вилюй и Алдан). За Верхоянским хребтом

главными водными магистралями считаются Яна, Индигирка и Колыма.

Названные реки и их притоки относятся к бассейну Северного Ледовитого океана. И только на крайнем северо-востоке многочисленные средние и малые реки впадают в Охотское море.

В юго-западной части региона речная сеть также развита хорошо. Большинство рек впадает в Байкал. Наиболее крупные из них Селенга, Верх. Ангара, Баргузин.

К Амурской речной системе относятся реки Ингода, Онон, Шилка и Аргунь. В среднем течении Амур принимает такие крупные притоки, как Зея, Бурея и Уссури.

Гидрографическая сеть выполняет большую экологическую и хорологическую роль. Рассматривая экологические особенности бассейнов рек с точки зрения расселения древесных пород, необходимо отметить повышенный парниковый эффект в речных долинах. Несомненно, он имел значение при обживании растительностью холодных пространств с отступлением ледника. Долинам рек свойственно, как правило, достаточное проточное увлажнение почвы и большее плодородие. Кроме того, к речным долинам приурочено большое разнообразие и мелкая мозаичность экотипов вследствие частой смены экспозиций склонов, почвенных разностей и микроклиматических условий.

В связи с вертикальной поясностью климатических условий придолинные и приводораздельные пространства бассейнов крупных рек (Енисей, Лена, Амур и др.) принимают разное участие в процессе расселения древесных пород. В холодные периоды водоразделы являются преградами, а долины — путями расселения. В ксеротермические периоды последними становятся приводораздельные пространства, а долины рек занимают степи и лесостепи. Однако в целом бассейны крупных рек сохраняют роль более или менее изолированных путей расселения и проводников генных потоков [по Майру, 1974] видов практически при любых колебаниях климата, если только последние не вызывают полного исчезновения вида на каком-либо поперечном профиле бассейна.

На схемах, приведенных в работах Е. М. Лавренко и других [1962], пути расселения лесообразующих пород в общем совпадают с долинами крупных рек. Имеющиеся сведения [Атлас лесов СССР, 1973; Толмачев, 1974; Щербаков, 1975; Соколов и др., 1977; и др.] свидетельствуют о том, что и на современном этапе речные долины выполняют роль факторов экспансии древесных растений на холодные пространства в северной подзоне таежной зоны.

Климат. Своеобразие климата на территории ареалов лиственниц Гмелина и Каяндера определяется общими условиями циркуляции воздушных масс над Восточной Сибирью [Алисов, 1947; Поздняков, 1969; Щербаков, 1975; и др.]. Из-за значительной удаленности атлантический воздух сюда почти не поступает, а проникновение тихоокеанского ограничивают горные системы. В результате арктические воздушные массы, не имеющие препятствий для продвижения в глубь континента, трансформируются по мере поступления к югу в воздух континентальный.

В зимний период, на протяжении более 5 мес, над Восточной Сибирью действует азиатский антициклон, определеющий формирование восточно-сибирского континентального воздуха. Согласно Б. П. Алисову [1947], оно заключается в прогревании арктических масс и в охлаждении частично проникающего атлантического и тихоокеанского воздуха. В зоне действия антициклона характерны мощные температурные инверсии, вследствие чего приземные слои атмосферы сильно охлаждаются и средние температуры января в ряде районов опускаются до минус 40—43°С. Среднегодовая температура повсеместно отрицательная и более низкая, чем в других районах на тех же широтах.

Показателем континентальности климата может служить разность температур самого холодного и самого теплого месяцев (январь — июль). В разных частях ареала она составляет 45—65°, а абсолютные колебания (табл. 1) достигают 100° и более. Нарастание континентальности прослеживается по мере продвижения с запада на восток: в Туруханске средняя годовая температура —7,6, в Якутске —10,2, в Оймяконе —16,5°. На крайнем северо-востоке континентальность климата несколько сглаживается близостью Тихого океана.

Отличительными особенностями климата Восточной Сибири являются очень холодная и продолжительная зима; короткое и жаркое лето; сравнительно небольшое количество осадков, выпадающих главным образом в теплое время года; большая продолжительность и интенсивность солнечного освещения в период вегетации растений.

Если нарастание зимних температур в разных частях ареала наблюдается в меридиональном направлении, то в летнее время термические условия определяются широтным положением местности. Так, средняя месячная температура июля в Саскылахе (71° с. ш.) около 11°С, в Вилюйске (63° с. ш.) — 18,0°, Чите (52° с. ш.) — 18,8°С. Максимальные температуры почти на всей территории достигают 30—35° (см. табл. 1), а в Центральной Якутии и на юге 36—38°С. Продолжительность безморозного периода в лесотундре и северной подзоне тайги 47—69, а южнее — 95—103 дня. Весьма близки к названным пределы колебаний длительности периода с температурой воздуха выше 10°. В прямой зависимости от этого показателя находится и сумма активных температур. Заметно значительное сокращение ресурсов тепла восточнее Верхоянского хребта, т. е. в бассейнах Яны, Индигирки и Колымы, где распространена лиственница Каяндера (см. табл. 1).

На распределение осадков существенное влияние оказывает рельеф местности. На Среднесибирском плоскогорье выпадает 250—400 мм (в отдельных районах до 600—700 мм), в Центральной Якутии — 190—220 мм, а на северо-востоке республики — 142—264 мм в год. Примерно такое же количество осадков приходится и на территорию Магаданской области, за исключением побережья Охотского моря.

Таблица 1

Основные сведения о климате по регионам

Пункт наблюдения	Средняя продолжительность периодов, сут: безморозного	Средняя продолжительность периодов, сут: с температурой воздуха выше 10°C	Температура воздуха, °C: выше 10°	Температура воздуха, °C: абсолютная min	Температура воздуха, °C: абсолютная max	Температура воздуха, °C: среднегодовая	Сумма осадков, мм: за год	Сумма осадков, мм: за период с температурой выше 10°C
Красноярский край								
Туруханск	85	75	1100	−61,0	33.0	−7,6	470	175
Тура	60	60	500—1100	−68,0	33,0	−9,2	250—500	100—175
ЯАССР								
Саскылах	48	37	200—800	−58,0	33,0	−14,0	175	149
Оленек	47	55	600—1000	−65,0	35,0	−13,3	289	215
Вилюйск	96	92	1000—1400	−61,0	36,0	−9,2	236	162
Олекминск	103	90	1400—1600	−59,0	35,0	−6,8	242	170
Якутск	95	98	1000—1500	−64,0	38,0	−10,2	192	140
Верхоянск	69	76	600—1000	−68,0	34,0	−15,6	142	103
Оймякон	30—60	70	800—1200	−71,0	31,0	−16,5	167	126
Зырянка	92	78	800—1200	−61,0	35,0	−12,0	264	172
Магаданская область								
Сеймчан	51	81	—	−61,0	33,0	−11,4	277	167
Магадан	111	60	—	−36,0	24,0	−5,8	503	328
Марково	76	65	—	−59,0	29,0	−9,1	348	232
Иркутская область								
Ербогачен	57	93	1340	−60,0	35,0	−6,7	309	149
Киренск	100	102	1614	−58,0	36,0	3,6	368	186
Читинская область								
Чита	99	107	2074	−45,0	36,0	−2,8	327	286
Чара	64	85	1556	−55,0	30,0	−7,8	300—400	200—220
Амурская область								
Ср. Нюкжа	57	—	1300	−58,0	38,0	−8,0	600—650	—
Пикан (г. Зея)	84	—	—	−52,0	36,0	−4,1	500—600	—

В южной части ареала устройство поверхности оказывает более существенное влияние на распределение осадков: на западных склонах крупных горных систем выпадает до 700 мм (и более) в год, а на остальной территории — 240—420 мм.

Зимой преобладают юго-западные ветры, а летом перенос нижних слоев атмосферы осуществляется преимущественно на север и северо-запад.

Таким образом, огромные размеры территории (22° по широте и более 80° по долготе), исключительное разнообразие в устройст-

но поверхности и характер циркуляции воздушных масс определяют весьма широкую изменчивость климата.

Растительность. Резко континентальный климат, наличие длительной сезонной и многолетней мерзлоты, различия рельефа, большое разнообразие подстилающих горных пород и, наконец, история развития территории определили в совокупности своеобразие растительного покрова.

Не останавливаясь на вопросах геоботанического, флористического и лесорастительного районирования, освещенных во многих работах [Комаров, 1926; Васильев, 1947; Растительный покров СССР, 1956; Караваев, 1958; Крылов, 1960, 1961; Шумилова, 1962; Средняя Сибирь, 1964; Щербаков, 1964, 1975; Леса СССР, 1969; Поздняков, 1975; Смагин и др., 1977; и др.], рассмотрим лишь основные закономерности и особенности зонального распределения растительности.

Зоны тундры и таежная разделены полосой лесотундры, ширина которой составляет 50—150 км. На западе лесотундра опускается далеко к югу, достигая в нижнем течении Енисея 67° с. ш. [Средняя Сибирь, 1964]. Повсеместно на северный предел распространения лесов выходит лиственница. Сомкнутость лиственничных редколесий не превышает 0,3, а высота деревьев — 4—8 м. Самым северным на земном шаре форпостом лесной растительности является урочище Ары-Мас в бассейне р. Новой, где редколесья из лиственницы даурской (Гмелина) доходят до 72°30′ с. ш. [Сочава, 1956; Дылис, 1961; и др.]. В низовьях Лены, по данным Т. Г. Полозовой [1961], самое северное местонахождение лиственницы даурской, имеющей стелющуюся форму, и ольхи кустарниковой «...находится на левом материковом берегу Оленекской протоки дельты р. Лены... на 50 км севернее острова Тит-Ары» (с. 291), т. е. за 71° с. ш.

В лесотундре лиственничные редколесья чередуются с кустарниковыми тундрами и торфяно-бугристыми болотами. Вблизи ее южной границы в составе редколесий появляются ель сибирская и береза извилистая, образующие второй ярус. В северных и особенно северо-восточных районах Якутии обычен кедровый стланик.

В северной и средней подзонах таежной зоны распространенным ландшафтным типом растительности являются лиственничные леса (табл. 2). На северо-востоке Красноярского края южная граница северной тайги проходит у 64° с. ш. вдоль правого берега р. Нижней Тунгуски. Здесь преобладают редкостойные леса, образованные лиственницей Гмелина, IV—V классов бонитета с небольшими запасами древесины (до 100 м^3/га). Они отнесены к Путоранской провинции лиственничных лесов и редколесий [Жуков и др., 1969]. Преобладают лишайниковые, кустарничково-моховые и сфагновые типы леса. По мере продвижения к югу увеличивается примесь ели, березы и появляется кедр. На всей территории провинции прослеживается вертикальная поясность в распределении растительного покрова.

Таблица 2

Площади лесов с преобладанием лиственницы и общие запасы древостоев [по: Леса СССР, 1969; Позднякову, 1975]

Административно-территориальная единица	Площадь лесов			Общий запас древостоев с преобладанием лиственницы, млрд. м³
	всего, млн. га	лиственницы		
		млн. га	%	
Красноярский край	148,9	40	26,9	4,1
ЯАССР	116,0	112	96,5	9,5
Магаданская область	20,8	9	43,2	0,6
Иркутская »	68,0	8	11,8	1,0
Бурятская АССР	18,4	8	43,5	1,0
Читинская область	24,8	18	72,6	1,9
Амурская »	20,4	16	78,3	2,0
Хабаровский край	38,3	25	65,3	2,7
Всего	455,6	236,0	51,6	22,8

Характеризуя лесной покров Северо-Востока СССР, И. П. Щербаков [1975] предлагает различать в северной подзоне три лесорастительных округа: Северо-Западный, Северо-Восточный горный и Охотско-Колымский горный северотаежный. Первый занимает бассейны рек Анабара, Оленека и правобережную часть нижнего течения Лены. Доминируют низкопроизводительные (V—Va классы бонитета) редкостойные леса, состоящие из лиственницы Гмелина. Средний запас древесины не превышает 35 м³/га. На долю ели, березы и кедрового стланика приходится около 5% от покрытой лесом площади. Наиболее распространенными типами леса являются лиственничники голубично- и багульниково-моховые и лишайниковые.

Северо-Восточный горный северотаежный округ охватывает Яно-Колымскую горно-складчатую страну. Здесь преобладают горные лиственничники багульниково- и голубично-лишайниковые и моховые, образованные восточной расой даурской лиственницы. Они отличаются редкостойностью и низкой производительностью. По данным И. П. Щербакова [1975], средний запас составляет 48 м³/га. На долю зарослей кедрового стланика здесь уже приходится 11% лесопокрытой площади. В подлеске встречаются береза Миддендорфа, ольховник кустарниковый, ивы и кедровый стланик, который образует верхнюю границу лесного пояса. В долинах рек лиственничники отличаются лучшим ростом и формируют высокопроизводительные насаждения с примесью чозении и тополя душистого. Запасы достигают 80—120 [Поздняков, 1975], а иногда 200—300 м³/га и более [Стариков, 1958].

Охотско-Колымский горный северотаежный округ объединяет верхнюю часть бассейна Колымы, а также рек Омолона, Бол. Анюя и побережье Охотского моря. Лиственничные леса Магаданской области занимают немногим более 43% покрытой лесом площади (см. табл. 2). Средний запас лиственничников 59 м³/га. В долинах рек преобладающими типами леса являются брусничные,

бруснично-багульниковые моховые и бруснично-голубичные моховые. На водораздельных пространствах формируются бруснично-лишайниковые и бруснично-голубичные лишайниковые лиственничники с подлеском из березы Миддендорфа, ольховника кустарникового, некоторых видов ив и кедрового стланика. На долю зарослей кедрового стланика приходится более 54% покрытой лесом площади [Щербаков, 1975]. Тополево-чозениевые леса распространены мелкими участками в долинах рек.

В средней подзоне тайги лесообразующими породами наряду с лиственницей даурской выступают лиственница сибирская и сосна обыкновенная. Ель, пихта и кедр занимают значительно меньшие площади. В качестве основных групп формаций лиственничных лесов В. Б. Сочава [1956] выделяет центрально-сибирские среднетаежные кустарничковые и травяно-кустарничковые леса борового типа, среднетаежные леса из лиственницы даурской в сочетании с гипново-торфяными болотами и аласными группировками, а также горные восточно-сибирские среднетаежные лиственничные леса.

Среднетаежные кустарничковые и травяно-кустарничковые лиственничники покрывают большие площади на Среднесибирском плоскогорье и в Центральноякутской низменности, простираясь от Енисея до правобережья Лены и бассейна Алдана. Преобладают брусничные, багульниково- и голубично-моховые типы леса. Средние запасы колеблются от 90 до 130 м³/га. Наиболее производительными в брусничной группе (до 350—450 м³/га) являются лиственничники лимнасово-брусничные и хвощево-брусничные [Поздняков, 1975]. В подлеске обычны ольховник кустарниковый, ивы, береза тощая, рододендрон даурский, на востоке — кедровый стланик и береза Миддендорфа. Насаждения сосны, ели, кедра и березы занимают сравнительно небольшие площади.

Центрально-сибирские среднетаежные леса из даурской лиственницы в сочетании с аласными группировками, гипново-торфяными болотами и ерниками, распространены на Центральноякутской низменности и занимают нижнюю треть бассейнов Вилюя и Алдана, а по Лене поднимаются до Полярного круга. Для них характерно широкое распространение аласов, лугов, зарослей ерников и травяных болот. На возвышенных участках преобладают лиственничники брусничные, багульниково- и голубично-моховые. В низовьях Вилюя произрастают сосновые леса на песчаных почвах. Ельники встречаются в речных долинах и по нижним частям склонов в виде незначительной примеси к лиственничникам. На юге Якутии, в Бурятской АССР, в северо-восточных районах Читинской и на севере Амурской областей господствуют горные восточно-сибирские среднетаежные лиственничные леса. Они занимают обширные пространства от хребтов Забайкалья до южной оконечности Верхоянского хребта. Эти леса наиболее разнообразны по производительности и типам, что связано с особенностями рельефа и наличием большой пестроты в почвенном покрове.

В верховьях Олекмы и Алдана, на хр. Джугджур, широко распространены подгольцовые редкостойные лиственничные леса с подлеском из кедрового стланика. Местами здесь встречаются кедр, ели сибирская и аянская, березы белая и каменная.

В среднегорном поясе производительность лиственничников на террасах и в долинах рек варьирует от I—II до V класса бонитета [Поварницын, 1937] у верхнего предела распространения древесной растительности. В Забайкалье характерны лиственничники с подлеском из рододендрона даурского и ольховника кустарникового. Представлены также брусничные и зеленомошные группы типов леса, наблюдаемые также и на Алданском плоскогорье. В Бурятской АССР А. И. Бузыкин [1969] в числе наиболее распространенных называет также группу лиственничников кустарниковых с подлеском из березы Миддендорфа, кустарниковой, курильского чая и голубично-багульниковую.

Из других лесообразующих пород здесь следует назвать сосну, кедр, ели сибирскую и аянскую, пихту, осину, березы белую и каменную, а у юго-западной окраины описываемой территории — лиственницы сибирскую и Чекановского.

Таким образом, главным эдификатором лесных растительных сообществ в обеих подзонах является лиственница даурская. Однако северо- и среднетаежные лиственничники довольно резко отличаются производительностью и типологическим составом. Если в северотаежных лесах преобладают лиственничники багульниково- и голубично-моховые и лишайниковые, то в подзоне среднетаежных лесов господствуют лиственничники брусничные.

Глава 3

НЕКОТОРЫЕ МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТВЕННИЦ ГМЕЛИНА И КАЯНДЕРА

Территория, занятая ареалами лиственниц Гмелина и Каяндера, отличается исключительно сложным строением поверхности, большим разнообразием в характере почвенного покрова и значительной изменчивостью климата. Это определяет широкую приспособляемость видов к факторам внешней среды и неоднородность их экологических свойств. Внешний облик деревьев меняется от стелющихся форм у северного предела распространения [Толмачев, 1932; Тихомиров, Штепа, 1956; Полозова, 1961; Щербаков, 1965а; и др.] и высоко в горах [Поздняков, 1975; и др.] до стройных деревьев высотой 30—35, а иногда даже 40 м на богатых, хорошо дренированных почвах в долинах рек [Поварницын, 1937, 1949; Тюлина, 1954, 1957; Стариков, 1958; Чугунов, 1961; Щербаков, 1975; Соколов и др., 1977; Дылис, 1981; и др.].

Габитуально лиственницы Гмелина и Каяндера весьма близки и мало отличаются от других видов рода *Larix*. В зависимости от условий произрастания высота стволов в возрасте спелости обычно колеблется от 10 до 20—23 м, а диаметр редко превышает 50—60 см.

Типичная форма кроны в молодом возрасте для лиственницы — пирамидально-яйцевидная [Дылис, 1961, 1981; Поздняков, 1975; и др.]. С возрастом в популяциях обоих видов преобладают особи, имеющие продолговато-яйцевидную, цилиндрическую или столбообразную форму кроны.

Стволы деревьев, выросших в сомкнутых древостоях, малосбежистые, ровные, и лишь у старых наблюдается достаточно сильное утолщение их комлевой части. Кора весьма изменчива как по толщине и текстуре поверхности, так и по цвету. У взрослых особей она продольно-трещиноватая, плотная, а по цвету варьирует от серо-коричневой до красновато-темно-коричневой, что зависит не только от возраста, но и от экологических факторов. На долю коры у лиственниц Гмелина и Каяндера приходится в среднем 20—27% объема ствола [Поздняков, 1961, 1975], что существенно не отличает их от других видов рода.

Молодые одногодичные побеги светлые, желтовато-охристые или охристые. Особи с более темными однолетними ветвями встречаются у восточной границы ареала лиственницы Каяндера. Укороченные побеги (брахибласты) живут 10—40 лет (в зависимости от условий произрастания).

Хвоя у обоих видов лиственницы на укороченных побегах собрана в пучки по 11—59 шт., а длина ее варьирует очень сильно как в пределах одного дерева, так и отдельных популяций. Разницы в длине хвои у лиственниц Каяндера и Гмелина, очевидно, нет. Массовые измерения ее показали, что у первого вида она меняется от 12 до 59 мм, а у второго — от 11 до 58 мм. У южной границы ареалов она распускается во второй половине мая, а на севере — в начале июня.

Цветение обоих видов совпадает по срокам и продолжается обычно в течение недели. Окраска молодых шишек варьирует от интенсивно красной до бледно-зеленой и беловато-охристой. Как по нашим наблюдениям, так и по литературным источникам [Поздняков, 1975; Круклис, Милютин, 1977; Карпель, Медведева, 1977; и др.], в насаждениях лиственниц Гмелина и Каяндера преобладают красношишечные особи. Зеленошишечные встречаются значительно реже. Аналогичное распределение характерно и для лиственницы сибирской. При созревании семенные чешуи приобретают большей частью светло-коричневую окраску, реже темную или светло-желтую. Какой-либо зависимости окраски молодых и зрелых шишек от экологических условий нами не установлено.

Основные морфологические различия лиственниц Гмелина и Каяндера заключаются в следующем. У лиственницы Гмелина семенные чешуи при созревании шишек отклоняются на 15—45°,

а у л. Каяндера — 60—90°, а нередко 100—110°. Это основное различие, в свою очередь, определяет форму и общее сложение шишек. У лиственницы Гмелина они плотные с мало или совсем незаметными прицветными чешуйками. Типичные формы зрелых и сухих шишек для нее — овальная и яйцевидная. Отношение ширины шишек к их длине, количественно выражающее форму шишек, в пределах всего многообразия составляет 0,62—0,90.

У лиственницы Каяндера шишки рыхлые, с хорошо заметными прицветниками, большей частью шаровидные или сплюснуто-шаровидные. Ширина их в пределах всего ареала существенно больше, чем у лиственницы Гмелина, а отношение ее к длине составляет 1,05—2,22. По другим морфологическим признакам обе лиственницы проявляют значительное сходство.

Разные стороны эколого-биологических особенностей восточно-сибирских видов лиственницы рассматриваются в большинстве работ, посвященных изучению лесов, образованных ими [Сукачев, 1912, 1931, 1934; Комаров, 1926; Аболин, 1929; Дылис, 1947, 1950, 1961, 1981; Тимофеев, 1947; Чугунов, 1955, 1961; Сочава, 1956; Поздняков, 1957, 1958, 1961а — в, 1962, 1968, 1969, 1975; Стариков, 1957, 1958; Тюлина, 1957, 1959, 1962; Уткин, 1958—1960, 1965; Щербаков, 1960, 1964, 1965а — в, 1971, 1975; Иванова, 1961; Розенберг, 1961; Тихомиров и др., 1961; Тихомиров, Фалалеев, 1961; Фалалеев, 1961; Черемхин, 1961; Галактионова и др., 1962; Елагин, 1962; Чугунова, 1963, 1964, 1971; Виппер, 1964, 1974; Коропачинский, Милютин, 1964; Панарин, 1965, Буровская, 1966; Круклис, 1967; Милютин, Кутафьева, 1967; Кутафьев, 1968; Карпель, 1969а, б — 1971а — в, 1974; Медведева, 1971; Котляров, 1974; Круклис, Милютин, 1977; Карпель, Медведева, 1977; Абаимов, 1978; Матвеев, Абаимов, 1979; и др.]. Тем не менее существует мнение, что многие свойства лиственниц Гмелина и Каяндера изучены пока еще недостаточно. Это связано не только с противоречиями в понимании разными авторами объемов видов и проиллюстрированной ранее условностью их границ, но и с целевой направленностью проводимых наблюдений, с различиями в методическом подходе к их изучению и т. д., что, естественно, затрудняет, а порой и исключает возможность сопоставления результатов исследований. К тому же следует отметить, что в ряде районов Восточной Сибири лиственничные леса остаются малоизученными.

В кратком обзоре мы остановимся в основном лишь на тех чертах экологии и биологии лиственниц Гмелина и Каяндера, которыми они отличаются друг от друга или от видов, вступающих с ними в контакт.

Прежде всего эти лиственницы лучше, чем какая-либо другая хвойная порода, в том числе и *Larix sibirica*, приспособлены к существованию на почвах, подстилаемых многолетней мерзлотой [Сукачев, 1912; Сочава, 1956; Дылис, 1961; Щербаков, 1975; и др.]. В частности, имеются указания, что западная окраина ареала лиственницы Гмелина совпадает с границей области распрост-

ранения сплошной многолетней мерзлоты [Милютин, Кутафьев, 1967; Кутафьев, 1968].

По наблюдениям В. Н. Сукачева [1912], в бассейне р. Тунгир лиственница Гмелина произрастает на моховых болотах, образуя придаточные корни по мере повышения уровня мерзлоты. Аналогичное явление наблюдали Л. К. Поздняков [1975] в сфагновых лиственничниках Алданского нагорья и Г. Ф. Стариков [1958] в бассейне верхнего течения Колымы. Благодаря этой способности изучаемые лиственницы образуют монодоминантные леса на обширных, нередко заболоченных территориях от Енисея до Колымы. У обоих видов корневые системы «...относятся к поверхностноякорному и поверхностному типу» [Поздняков, 1975, с. 52].

Согласно литературным данным, к почвенным условиям лиственницы Гмелина и Каяндера малотребовательны. Они избегают только крайне бедных, песчаных сухих почв, поэтому уже в средней подзоне тайги южные склоны обычно занимают сосняки. По мнению И. П. Щербакова [1975], «Оптимальными для лиственницы даурской являются суглинистые средне- и повышенно-увлажненные почвы» (с. 167). В разных частях ареалов какой-либо приуроченности того или другого вида к определенному типу почв не наблюдается.

По отношению к теплу обе лиственницы исключительно неприхотливы. Они повсеместно образуют северный предел распространения древесной растительности и поднимаются в горы вместе с зарослями кедрового стланика до подгольцовой зоны.

Северная граница их ареалов очень близко совпадает с изотермой июля +10°С, изолиниями суммы температур воздуха за период с температурой выше 10°С (300°) и продолжительности вегетационного периода (60 дней). Примечательно, что западная окраина ареала лиственницы Гмелина совпадает с изотермой января —30°С, а л. Каяндера — в пределах северных и центральных районов Якутии —40°С. В горах юга Восточной Сибири эта закономерность нарушается в связи с наложением вертикальной поясности на широтную зональность. Сопоставляя расположение ареалов видов с основными факторами климата [Агроклиматический атлас..., 1972], нетрудно заметить, что для лиственницы Каяндера характерны более суровые условия как по теплообеспеченности, так и по количеству выпадающих осадков.

Исследованиями Б. А. Карпеля [1969б, 1971а, б] установлено, что западной расе (*L. gmelinii*) для начала цветения необходима значительно бо́льшая сумма положительных температур, чем для восточной (*L. cajanderi*). Следовательно, здесь наблюдается определенная видовая специализация.

Основное морфологическое различие изучаемых лиственниц — степень отклонения семенных чешуй от оси зрелых шишек — имеет большое экологическое значение, поскольку определяет сроки и характер рассеивания семян [Дылис, 1961; Егоров, 1961; Карпель, 1969а, 1970, 1971а; Поздняков, 1975; Щербаков, 1975; Карпель, Медведева, 1977; и др.]. У лиственницы Гмелина полно-

го раскрывания чешуй не происходит, в результате чего часть семян в шишках сохраняется в течение ряда лет. Напротив, у лиственницы Каяндера высевание семян в сухую погоду заканчивается за несколько дней. Учитывая, что урожайные годы часто сменяются почти полным отсутствием плодоношения, эти свойства приобретают большое лесохозяйственное значение. В древостоях из лиственницы Гмелина практически постоянно имеется определенный запас семян, а в популяциях лиственницы Каяндера — лишь в урожайные годы.

По наблюдениям О. В. Егорова [1961], в бассейне р. Мархи «...от обильного урожая семян даурской лиственницы 1953 г. осенью 1954 оставалось около 30—35% первоначального запаса, а к маю 1955 г. это количество сократилось до 8—12%» (с. 78).

В Ленском районе ЯАССР, по данным Б. В. Чугунова [1961], сроки вылета семян ясно не выражены, причем часть их сохраняется в шишках до 3—4 лет.

К такому же заключению пришел Б. А. Карпель [1969а, 1970, 1971а], изучавший плодоношение лиственницы в юго-западных приленских районах республики. По его данным, в августе 1965 г. из 100 шишек было извлечено 417 семян урожая 1963 г. Техническая всхожесть их составляла 11%, а энергия прорастания — 1,3%.

Ссылаясь на сообщение В. И. Белык, Л. К. Поздняков [1975] отмечает, что в нижнем течении р. Олекмы к весне 1958 г. в 57% шишек сохранились семена урожая предыдущего года.

По нашим наблюдениям, в Западной Якутии (табл. 3), где распространена лиственница Гмелина, к осени 1976 г. число шишек урожая 1975 г., сохранивших семена, варьировало по типам леса от 66,0 до 91,0%. Причем в лиственничнике лишайниково-брусничном у части шишек насчитывалось от 17 до 24 шт. семян, чего не наблюдалось в других типах леса.

Таблица 3

Распределение зрелых шишек лиственницы Гмелина по числу сохранившихся семян

Тип лиственничного леса	Изучено шишек, шт.	Число семян в одной шишке, шт.					
		нет	1—4	5—8	9—12	13—16	17
Лишайниково-брусничный	200	18/9,0	50/25,0	55/27,5	45/22,5	18/9,0	14/7,0
Ольховниково-брусничный	100	33/33,0	46/46,0	14/14,0	5/5,0	2/2,0	—
Багульниково-брусничный	200	26/13,0	76/38,0	60/30,0	28/14,0	10/5,0	—
Бруснично-багульниковый	200	30/15,0	68/34,0	76/38,0	20/10,0	6/3,0	—

Примечание. В числителе — штук, в знаменателе — процент.

Таблица 4

Сохранность семян в шишках лиственницы Гмелина

Тип лиственничного леса	Число семян в 100 шишках на момент созревания, шт.	Сохранилось к осени следующего года	
		шт.	%
Лишайниково-брусничный	3124	570	18,2
Ольховниково-брусничный	2850	266	9,4
Багульниково-брусничный	2760	332	12,1
Бруснично-багульниковый моховой	2872	432	15,1

Как следует из обобщенных данных (табл. 4), к осени 1976 г. от первоначального запаса осталось 9,4—18,2% семян. Эти результаты согласуются с упомянутыми ранее литературными данными.

В популяциях лиственницы Каяндера, судя по материалам О. В. Егорова [1961], Л. К. Позднякова [1961, 1968, 1975], Н. С. Медведевой [1971], И. П. Щербакова [1975] и нашим наблюдениям, разлет семян обычно заканчивается за 3—5 дней сразу после созревания — в третьей декаде августа и первых числах сентября. Сроки рассеивания растягиваются только при неблагоприятных погодных условиях [Поздняков, 1975].

В центральных районах Амурской области, где проходит, как было показано (см. рис. 3), зона контакта лиственниц Гмелина и Каяндера, семена разлетаются за 15—20 дней [Поздняков, 1975]. В нижнем и среднем течении Подкаменной Тунгуски плодоношение лиственницы сибирской и гибридного комплекса изучала Е. В. Буровская [1966]. Здесь около 50% семян урожая 1963 г. высеялось только весной и летом следующего года, а остальные — на второй год.

Согласно Г. В. Гукову [1969], у дальневосточных лиственниц (ольгинская, Любарского, Комарова) разлет семян при благоприятных условиях происходит в течение 2—3 нед сразу после созревания и заканчивается к середине сентября. Таким образом, сроки рассеивания семян у разных видов лиственницы отличаются видоспецифичностью. Несомненный интерес представляют сведения о том, что семена западной расы (т. е. лиственницы Гмелина) имеют хорошо выраженный семенной покой [Карпель, 1969б, 1974а; Карпель, Медведева, 1977]. Полное созревание их завершается только к весне следующего года. У восточной расы (лиственницы Каяндера), по данным Л. К. Позднякова [1961б, 1975], семена не имеют выраженного покоя. Следовательно, эти особенности могут рассматриваться как еще один пример экологической специализации изучаемых видов.

Проиллюстрированное своеобразие созревания и разлета семян, очевидно, оказывает определенное влияние и на процессы

естественного возобновления лиственничных лесов, особенно в связи с воздействиями пожаров.

Так, в результате проведения огневого опыта в лиственничнике брусничном на юго-западе Якутии Б. А. Карпелем [Карпель, Медведева, 1977] установлено, что лиственница Гмелина в год пожара до сентября высевает все семена «...для обеспечения естественного возобновления в наиболее благоприятных для этого условиях» (с. 88). Этот пока единственный пример можно рассматривать как проявление приспособительных особенностей вида.

В верхнем течении р. Вилюя, на севере Иркутской области и в Эвенкии при обследовании гарей 3—10-летней давности с полностью уничтоженным древостоем нам приходилось наблюдать успешное возобновление лиственницы. ·Причем количество низкоспособного самосева достигало 10—20 тыс. шт./га. В случае сохранения единичных взрослых особей или небольших куртин деревьев число самосева возрастало до 50—100 тыс. шт./га. В частности, такое возобновление наблюдалось на разных участках Ербогачевской гари (1972 г.) при обследовании ее в 1977 г. и в ряде других районов. Эти примеры подтверждают заключение Б. А. Карпеля о проявлении приспособительных особенностей вида.

Таким образом, можно сделать предварительное заключение, что лиственницы Гмелина и Каяндера существенно отличаются друг от друга и от других видов рода *Larix* по целому ряду эколого-биологических свойств. В частности, лиственница Каяндера более приспособлена к существованию в суровых климатических условиях, нежели остальные восточно-сибирские и дальневосточные виды лиственницы.

Проиллюстрированные различия в потребности суммы положительных температур для начала цветения, в семенном покое, сроках и характере рассеивания семян являются примерами экологической специализации и очевидным подтверждением их видовой самостоятельности.

Глава 4

ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

Изучению изменчивости как ботанико-географической основы селекции [Вавилов, 1935] и одного из направлений в познании эволюции видов [Правдин, 1964б] посвящена обширная литература. Наряду с исследованиями полиморфизма сосен [Лигачев, 1962; Правдин, 1964а; Мамаев, 1965, 1970; Мамаев, Рождественский, 1969; и др.], елей [Шишков, 1957; Голубец, 1960; Панин, 1960; Милютин, 1960; Мамаев, Некрасов, 1968; Правдин, Корочинский, 1969; Правдин, 1975; и др.] и других древесных пород

[Коропачинский, 1966, 1971; Шутилов, 1968; Махнев, 1969; Меницкий, 1971; Данченко, 1977; и др.] большое внимание уделяется лиственницам [Сукачев, 1924; Дылис, 1947; 1959, 1961; Дерюжкин, 1958; Лагов, 1959; Поздняков, 1961, 1968, 1975; Онучин, 1962; Бирюков, 1964; Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, 1964, 1971, 1973, 1974а, б; Пугач, 1964; Сенчукова, 1969; Ирошников, 1970а, б, 1972; Карпель, 1970, 1971а, б, 1974; Медведева, 1971; Надеждин, 1971; Круклис, 1972, 1974; Гуков, 1973, 1974; Хасанов, Пугач, 1974; Круклис, Милютин, 1977; Карпель, Медведева, 1977; и др.].

Большинство из упомянутых работ имеет региональный характер, однако полученные авторами данные позволили внести много нового в познание истории, систематики и биологии главных лесообразующих пород.

Всестороннее изучение изменчивости наиболее важных в диагностическом отношении морфологических признаков, выявление существенности их различий, географических закономерностей и видовой специфики являются одним из путей решения спорных вопросов систематики. Примером такого подхода могут служить исследования Н. В. Дылиса [1947, 1961]. Вместе с тем исключительно широкое географическое распространение, большое число видов и известная условность границ не позволили Н. В. Дылису дать сравнительную характеристику изменчивости описываемых им географических рас лиственницы даурской. К тому же, учитывая таксономические представления того времени, это, очевидно, и не входило в задачу его исследования.

Как уже отмечалось, в последние годы Е. Г. Бобровым [1972а, 1978] географические расы *L. dahurica* были восстановлены в ранг самостоятельных видов, обособленных морфологически и занимающих определенные ареалы. Появились новые интересные сведения об экологической специализации [Карпель, 1969а, б, 1970, 1971а, б; Поздняков, 1975; Карпель, Медведева, 1977; и др.].

В связи с этим в задачу наших исследований входило сравнительное изучение изменчивости морфологических признаков лиственниц Гмелина и Каяндера в широком географическом масштабе, в том числе в зоне совместного произрастания и контакта с другими видами, в результате которого была дана оценка их диагностической ценности.

Исходя из сложившегося в последние десятилетия учения о популяционной структуре видов [Гиляров, 1956; Синская, 1963; Корчагин, 1966; Завадский, 1968; Шмальгаузен, 1969; Правдин, 1964а, б, 1969, 1971, 1974, 1975, 1978; Мамаев, 1970, 1971, 1974; Майр, 1974; Шапошников, 1974; и др.], в качестве основных объектов исследования мы рассматривали природные популяции лиственниц Гмелина и Каяндера, а также отчасти л. сибирской и гибридного комплекса л. Чекановского.

Не останавливаясь на различных подходах к термину «популяция», поскольку этот вопрос подробно рассмотрен П. Ф. Правдиным [1978], мы, как и многие другие исследователи, придержи-

ваемся эколого-систематического подхода, согласно которому границы биоценоза являются одновременно границами популяций большинства образующих его видов.

Всего было исследовано 280 популяций в 180 географических центрах. Однако часть материалов пришлось исключить из последующей обработки и анализа. Это было сделано в тех случаях, когда образцы насчитывали малое число зрелых шишек, объединяли недозревшие и нераскрывшиеся или поврежденные шишки. В результате в итоговый анализ были включены данные по 244 популяциям, в том числе лиственницы сибирской — 12, л. Чекановского — 37, л. Гмелина — 92, л. Каяндера — 68, из зоны контакта л. Гмелина и л. Каяндера — 26 и 9 из полосы совместного произрастания лиственниц Каяндера и камчатской.

Изменчивость изучалась с учетом известных методических положений и выводов, сформулированных в работах Н. В. Дылиса [1947, 1961], Л. Ф. Правдина [1964, 1974, 1975, 1978], С. А. Мамаева [1968—1972, 1974] и др. Основное внимание было сосредоточено на исследовании особенностей строения шишек, считающихся наиболее важными в систематике лиственниц. В связи с этим мы исходили из необходимости первоочередного анализа наиболее важных в диагностическом отношении морфологических признаков.

Нами изучались следующие морфологические признаки: 1) длина шишек; 2) их ширина (толщина); 3) число семенных чешуй в одной шишке; 4) число парастих (рядов чешуй); 5) степень отклонения чешуй от оси зрелых шишек; 6) форма шишек; 7) отношение ширины шишек к их длине; 8) конфигурация плоскости семенных шишек; 9) форма верхнего края семенных чешуй; 10) опушенность семенных чешуй; 11) окраска молодых побегов; 12) опушенность молодых побегов; 13) длина хвои; 14) число хвоинок в пучке.

Большинство из них исследовалось по схеме, предложенной С. А. Мамаевым [1970]: 1) эндогенная изменчивость (в пределах одной особи); 2) внутрипопуляционная (индивидуальная); 3) межпопуляционная (географическая); 4) изменчивость вида.

Для оценки эндогенной изменчивости из средней части кроны каждого дерева собиралось не менее 60—100 шишек, а внутрипопуляционной — с 10—30 деревьев 5—10 шт. с каждого. При последующей биометрической обработке такой образец был принят за единицу. В лабораторных условиях количественные признаки (размеры шишек, число рядов и чешуй) исследовались путем прямого измерения или подсчета, а качественные (цвет, опушенность и т. п.) описывались или оценивались по соответствующим шкалам. Всего было измерено и описано свыше 26 тыс. шт. шишек, собранных более чем с 4,3 тыс. деревьев. Наблюдения за морфологической изменчивостью хвои вели непосредственно в природной обстановке.

Не все популяции изучались в одинаковом объеме. По 10 признакам было исследовано 199 популяций лиственницы, в том числе л. Гмелина — 75, л. Каяндера — 68, из зоны их контакта — 20,

л. Чекановского — 27 и 9 из полосы совместного произрастания л. Каяндера с приморскими лиственницами.

Изменчивость хвои изучалась в 29, а окраска и опушение одногодичных побегов в 15 популяциях.

Для оценки видовой стецифики определялись средние значения количественных признаков, уровни их изменчивости, достоверность различий, коэффициенты парной и многофакторной корреляции. При изучении географической изменчивости использовали составление мелкомасштабных карт признаков, на которые наносили средние значения или диаграммы относительного распределения, названные Н. В. Дылисом [1961] «спектрами изменчивости», что позволило проследить за характером и особенностями их изменений в границах ареалов и наглядно отразить наличие или отсутствие видовой специфики.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ

Длина шишек

Несмотря на значительную неустойчивость, этот признак оценивается в систематике лиственниц как один из важнейших [Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, 1964; Круклис, Милютин, 1977]. В. Н. Сукачев [1924] считал, что «...более крупные шишки должны рассматриваться, как признак более древний, напротив, более мелкие — за более новый» (с. 16).

Мы установили (табл. 5), что согласно классификации С. А. Мамаева [1969] эндогенная изменчивость длины шишек характеризуется низким уровнем независимо от географического распространения, хотя пределы колебания абсолютных показателей могут значительно варьировать от дерева к дереву в любом из пунктов наблюдений (рис. 4, 5).

По типам леса и в пределах групп однородных популяций (табл. 6, 7) в Мирнинском районе Якутской АССР, где распространена лиственница Гмелина, длина шишек колеблется от 12,7 до 15,9 мм. Наибольшие значения отмечены в лиственничниках бруснично-толокнянковом и лишайниково-толокнянковом на сухих скелетных почвах.

Незначительные изменения длины шишек в лиственничниках багульниково-брусничном, ольховниково-брусничном и бруснично-багульниковом моховом свидетельствуют об относительной однородности лесорастительных условий из-за сплошного распространения многолетней мерзлоты.

Весьма близки средние значения признака по отдельным типам леса и в насаждениях лиственницы Каяндера. Здесь наиболее крупные шишки отмечены в лиственничнике бруснично-толокнянковом, а самые мелкие — в условиях избыточного увлажнения (лиственничник бруснично-багульниковый моховой). Пределы значений и средние показатели длины шишек, полученные для

Таблица 5

Примеры эндогенной изменчивости длины шишек лиственницы

Географический пункт	Номер образца	Число измеренных шишек, шт.	Длина шишек, мм	$M \pm m$, мм	σ, мм	C, %	P, %
Л. Гмелина							
ЯАССР:							
верховья р. Вилюй	16	80	9—15	12,1±0,15	1,3	10,8	1,2
г. Мирный	25	100	12—16	14,1±0,10	1,0	7,0	0,7
пос. Сунтар	58	75	15—22	17,5±0,20	1,7	9,8	1,1
пос. Нюрба	79	80	13—20	16,7±0,19	1,7	10,3	1,2
Л. Каяндера							
ЯАССР:							
пос. Сангар	100	80	12—20	15,1±0,20	1,8	11,6	1,3
устье р. Вилюй	93	100	10—16	12,0±0,12	1,2	10,0	1,0
Магаданская обл., пос. Сеймчан	261	60	13—21	17,4±0,25	1,7	10,0	1,4
Амурская обл., низовья р. Зеи	310	60	12—24	17,1±0,34	2,4	14,1	2,0

Таблица 6

Изменчивость длины шишек у лиственницы в зависимости от условий местопроизрастания

Тип лиственничного леса	Номер образца шишек	$M+m$, мм	C, %	σ, мм	P, %
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Бруснично-толокнянковый	1	15,9±0,19	11,4	1,8	1,2
Лишайниково-толокнянковый	3	14,9±0,20	13,3	2,0	1,3
	27	15,5±0,21	10,3	1,7	1,1
Багульниково-брусничный	15	12.7±0,18	13,0	1,6	1,5
Ольховниково-брусничный	17	13,4±0,17	12,4	1,7	1,3
	29	13,6±0,13	9,9	1,3	1,0
Бруснично-багульниковый моховой	10	13,0±0,18	12,5	1,6	1,4
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Лишайниково-брусничный	104	12,7±0,19	14,4	1,8	1,5
	118	14,1±0,26	17,5	2,5	1,8
Бруснично-толокнянковый	107	15,9±0,25	15,0	2,4	1,6
Ольховниково-брусничный	98	13,5±0,21	14,2	1,9	1,5
	109	15,5±0,28	18,1	2,8	1,8
Брусничный	101	14,2±0,23	16,1	2,3	1,6
Бруснично-багульниковый моховой	115	13,0±0,20	15,2	2,0	1,5

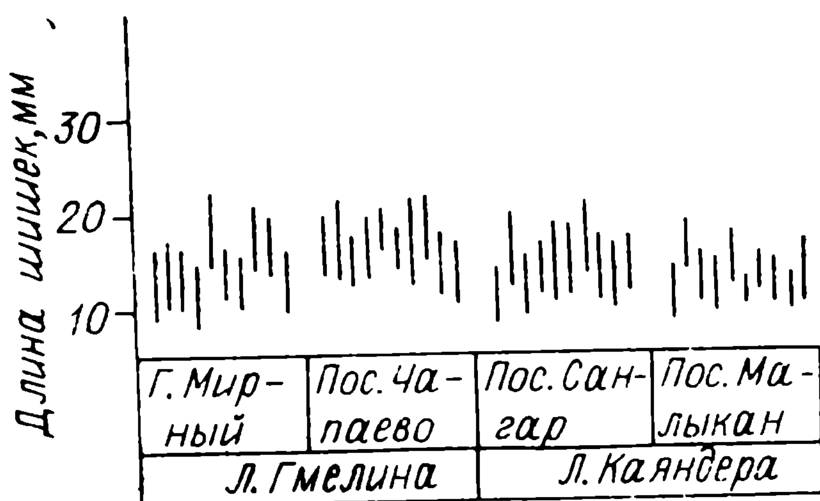


Рис. 4. Примеры эндогенной изменчивости длины шишек у лиственниц в Якутской АССР.

группы однородных популяций (см. табл. 7), не позволяют уверенно судить о видовой специфике. Так, если различия в длине шишек у лиственницы Гмелина, произрастающей на сухих, средневлажных и сырых почвах, статистически достоверны (t = 3,30—9,30), то у л. Каяндера в условиях избыточного или недостаточного увлажнения они несущественны (t = 2,42). При сопоставлении средних показателей признака в условиях избыточного увлажнения у лиственницы Гмелина и недостаточного увлажнения почвы у л. Каяндера различия между ними оказались несущественными (t = 0,65). Коэффициенты вариации (C, %) для отдельных популяций лиственницы Гмелина составляют 9,9—17,4%, а л. Каяндера — 9,0—18,3. Это свидетельствует о наличии низкого и среднего уровней изменчивости длины шишек у обоих видов.

Установить какие-либо закономерности в характере изменчивости длины шишек у лиственниц Гмелина и Каяндера в зависимости от широты местности (табл. 8) или в более широком географическом масштабе (рис. 6, 7) нам не удалось. Следует лишь отметить, что в популяциях, удаленных по широте на 10—15°, средние значения признака могут быть или очень близкими, или существенно отличаться (при продвижении с запада на восток

Таблица 7

Изменчивость длины шишек у лиственницы в однородных популяциях

Условия местопроизрастания	Исследовано популяций	$M \pm m$, мм	C, %	Средние значения	
				$M \pm m$, мм	C, %
		Западная Якутия (л. Гмелина)			
Сухие	5	13,0±0,15—15,9±0,19	10,1—16,3	14,6±0,08	13,7
Средневлажные	11	12,0±0,15—15,6±0,18	9,9—17,4	13,7±0,07	15,2
Сырые	4	12,6±0,17—13,2±0,11	12,5—13,3	13,3±0,10	14,5
		Верхоянский хребет (л. Каяндера)			
Сухие	5	12,7±0,19—15,9±0,25	11,4—17,5	13,2±0,13	15,8
Средневлажные	9	12,6±0,19—14,8±0,22	13,8—18,3	14,0±0,09	17,4
Сырые	4	12,3±0,15—13.0±0,20	9,0—16,8	12,8±0,10	15,7

а














б











Рис. 5. Размер шишек лиственниц в пределах кроны одного дерева (натуральная величина).

а — л. Гмелина (Западная Якутия, образец № 25); *б* — л. Каяндера в пределах кроны одного дерева (Магаданская область, образец № 261).

на одной широте). К примеру, различия в длине шишек у лиственницы Гмелина из Туры (17,4 мм) и верховий р. Вилюй (13,7 мм) статистически достоверны (t = 30,60). В то же время у шишек из Туры (17,4) и пос. Бушулея (16,9 мм) Читинской области различия несущественны (t = 1,95), хотя эти пункты удалены друг от друга по широте более чем на 11°. Аналогично варьируют средние значения длины шишек и у лиственницы Каяндера (см. рис. 8).

По мнению В. Н. Сукачева [1924], «...несмотря на значительную изменчивость величины шишек в зависимости от условий существования, для каждого вида есть наиболее обычные пределы его колебания, которыми он может быть характеризован» (с. 16). В разных частях ареалов длина шишек изучалась в 92 популяциях лиственницы Гмелина и 68 популяциях л. Каяндера. Как у «чистых» видов, так и в зоне их совместного произрастания чаще всего средние значения длины шишек составляют 14—17 мм (рис. 8).

Пределы колебания их у лиственницы Гмелина составляют 12,0—19,6 (C = 7,3—22,8%), л. Каяндера — 12,4—19,0 мм (C = 9,0—22,0%), л. Чекановского — 14,3—25,8 мм (C = 8,4—18,0%), л. сибирской — 20,3—27,0 мм (C = 10,6—19,9%). Наиболее крупные шишки характерны для лиственницы сибирской, а мелкие — для л. Гмелина и л. Каяндера. Лиственница Чекановского занимает промежуточное положение.

Приведенные материалы позволяют заключить, что длина шишек для лиственниц Гмелина и Каяндера не имеет самостоятельной диагностической ценности.

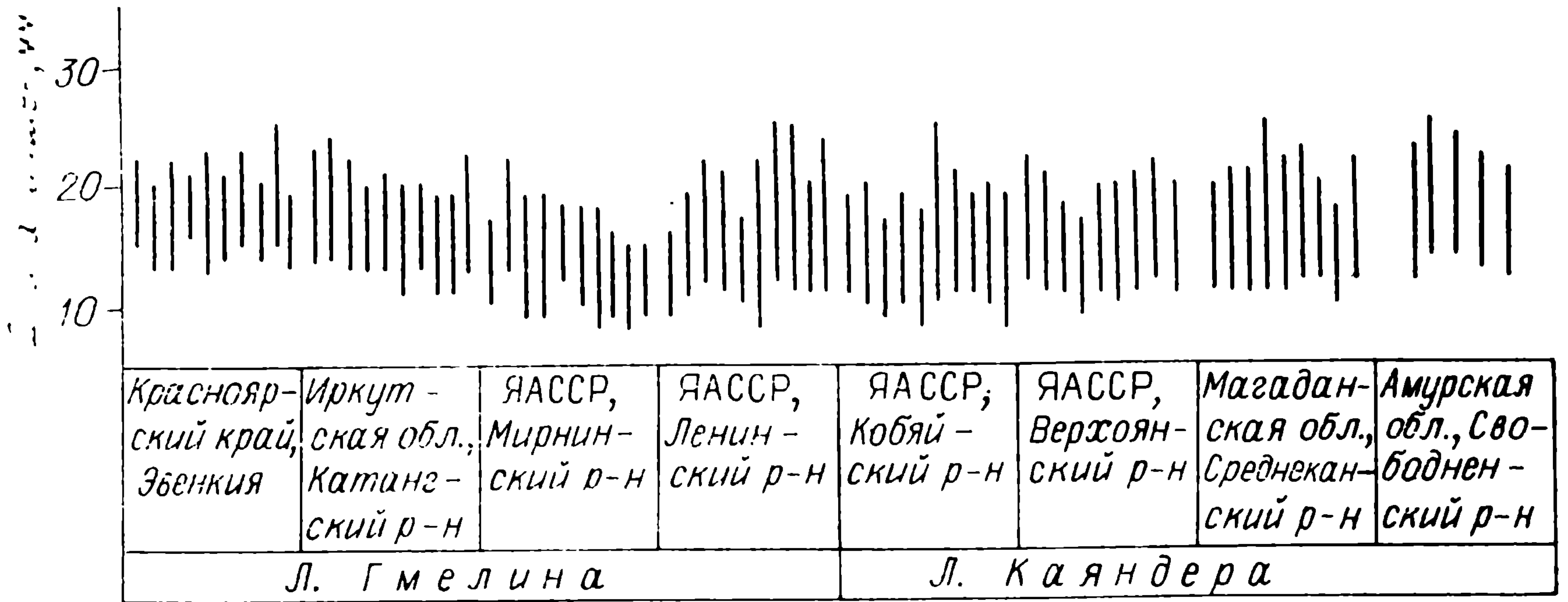


Рис. 6. Популяционная изменчивость длины шишек у лиственниц в различных районах Восточной Сибири.

Таблица 8

Зависимость изменчивости длины шишек у лиственницы от широты местности (на примере лиственничника брусничного)

Широта местности, град	Географический пункт	Исследовано популяций	Пределы значений		Средние значения	
			$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, мм	C, %
			Л. Гмелина			
71	Низовья р. Хатанги	3	18,2±0,28—19,6±0,42	12,0—16,6	19,0±0,20	14,2
68	Пос. Оленек, ЯАССР	3	12,6±0,09—15,8±0,21	7,3—11,7	14,5±0,13	9,9
64	Верховья р. Вилюй	11	12,0±0,15—15,6±0,18	9,9—17,4	13,7±0,07	15,2
60	Среднее течение р. Лены	4	13,8±0,11—16,1±0,20	12,1—19,9	15,1±0,13	18,6
53	Низовья р. Шилки	3	16,3±0,28—17,6±0.25	11,1—16,2	17,0±0,18	13,0
			Л. Каяндера			
67	Среднее течение р. Яны	4	14,7±0,33—16,8±0,29	13,8—17,3	15,8±0,29	15,3
64	Устье р. Вилюй	9	12,6±0,19—14,8±0,22	13,8—18,3	14,0±0,09	17,4
60	Среднее течение р. Амги	4	16,0±0,25—18,0±0,28	12,0—13,2	16,9±0,26	12,4
52	Низовья р. Зеи	4	15,1±0,28—17,8±0,31	10,8—14,8	16,7±0,15	14,6

Ширина шишек

Признак считается одним из самых неустойчивых [Круклис, Милютин, 1977] и, очевидно, по этой причине не рассматривался Н. В. Дылисом [1961]. Однако имеются сведения [Карпель, Медведева, 1977], «...что пределы варьирования ширины шишек меньше, чем у длины» (с. 23). М. В. Круклис и Л. И. Милютин [1977], оценивая изменчивость ширины шишек у лиственниц сибирской, Чекановского и даурской (Гмелина) в Забайкалье, пришли к выводу, что она не может использоваться «...для диагностики видов лиственницы в популяциях» (с. 144).

Мы определили ширину только у зрелых воздушно-сухих шишек. Показатели эндогенной изменчивости (табл. 9, рис. 9, 10) позволяют отметить, что, как и длина, ширина шишек варьирует от дерева к дереву в любом из пунктов наблюдений. Тем не менее в разных географических районах и у лиственницы Гмелина, и у л. Каяндера эндогенная изменчивость характеризуется наличием низкого уровня (C = 7,8—12,6%). Причем лиственнице Каяндера свойственны более высокие средние значения признака.

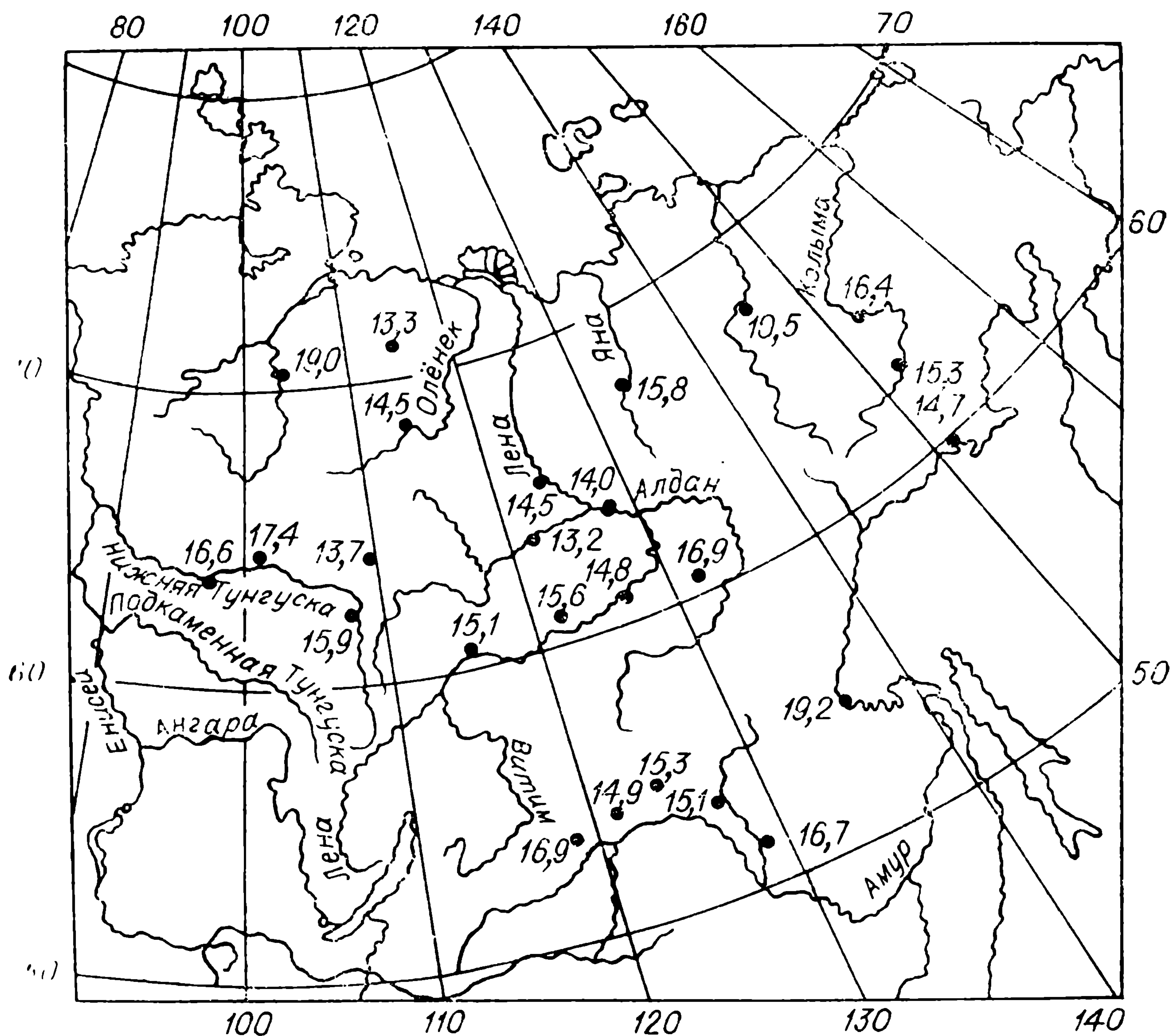


Рис. 7. Средневариационная длина шишек в популяциях лиственницы по географическим пунктам (лиственничник брусничный).

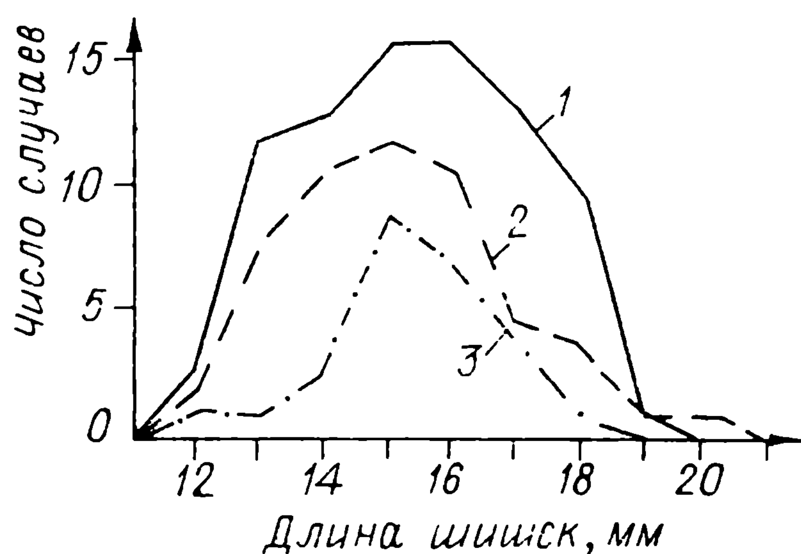


Рис. 8. Средневариационная длина шишек у лиственниц Гмелина (*1*), Каяндера (*2*) и в зоне контакта видов (*3*).



Рис. 9. Примеры эндогенной изменчивости ширины шишек у лиственницы в отдельных географических районах Якутской АССР.

С почвенно-грунтовыми условиями ширина шишек не связана строгой зависимостью (табл. 10, 11). По отдельным типам леса в насаждениях лиственницы Гмелина она колеблется от 9,8 до 12 мм и всюду значительно меньше длины (см. табл. 6). Напротив, в популяциях лиственницы Каяндера средние значения признака достигают 18,0 мм и превышают длину шишек независимо от условий местопроизрастания (см. рис. 10).

При сравнении ширины шишек урожая одного года в однородных популяциях (см. табл. 11) видно, что как пределы среднестатистических величин, так и средние значения признака у лиственницы Каяндера значительно выше. Критерий существенности различий (*t*) составляет 22,20—39,80, что указывает на видовые особенности. Амплитуда популяционной изменчивости ширины шишек у обоих видов колеблется от 9,4 до 22,1%, что свидетельствует о наличии низкого и среднего уровней.

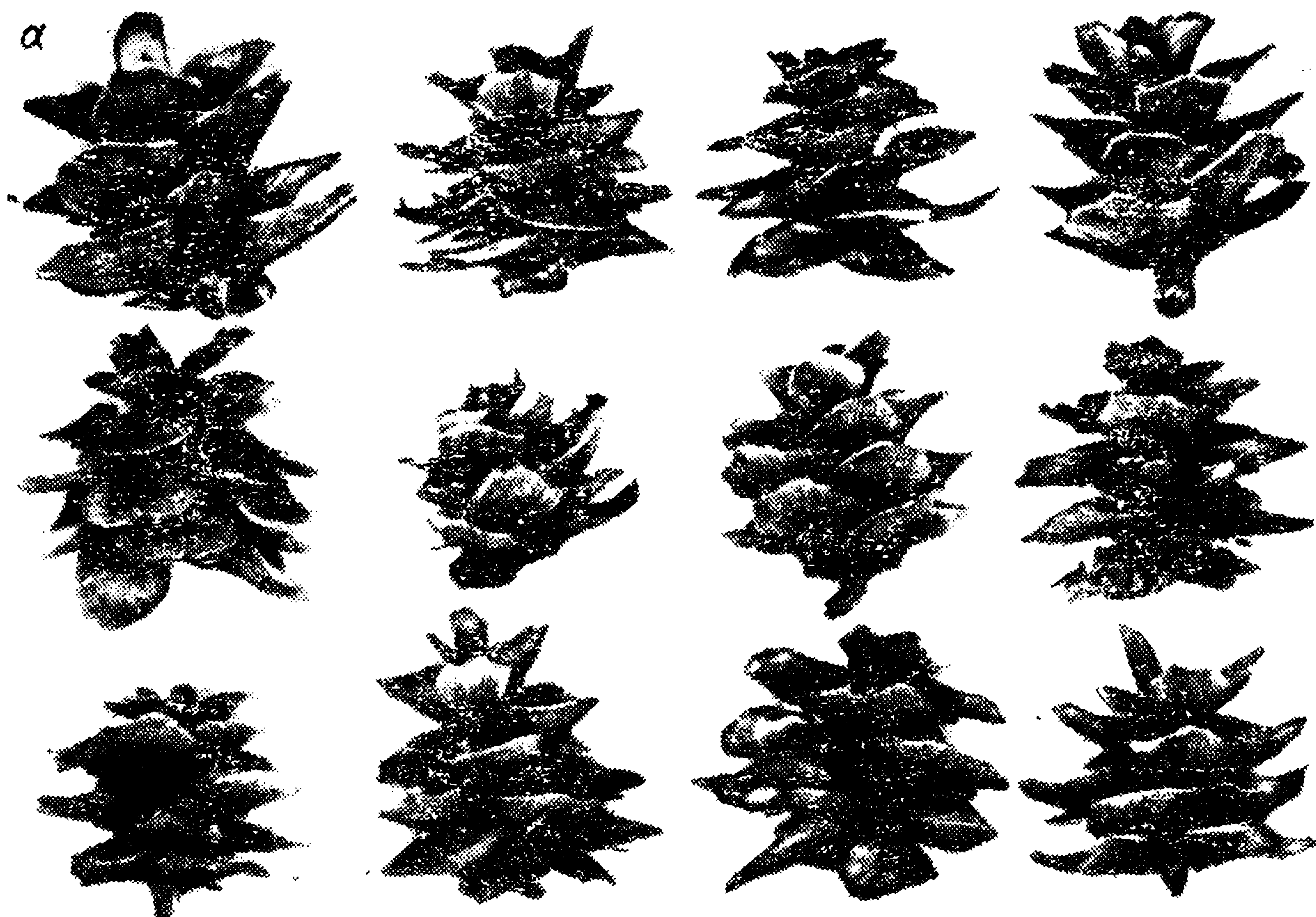
В разных частях ареалов лиственниц Гмелина и Каяндера значения признака сохраняют видовую специфику независимо от широты или долготы местности (рис. 11, 12). Всюду прослеживается отчетливая географическая дифференциация.

Вопреки ожиданиям не установлено строгой закономерности в изменении ширины шишек при продвижении с севера на юг или с запада на восток. В популяциях лиственницы Гмелина по ряду пунктов можно наблюдать незначительное уменьшение ширины шишек с нарастанием континентальности климата в направлении от западной окраины ареала на восток (см. рис. 12). У лиственницы Каяндера на северо-востоке ЯАССР, наоборот, ширина шишек увеличивается. Например, в окрестностях Жиганска (123° в. д.) средняя ширина шишек составляет 21,4 мм, в Верхоян-

---

Рис. 10. Размер и форма шишек лиственниц в однородной популяции (каждая шишка с отдельного дерева).

а — л. Каяндера (Магаданская обл., среднее течение р. Колымы, образец № 265); *б* — л. Гмелина (Красноярский край, низовья р. Котуй, образец № 366).


а

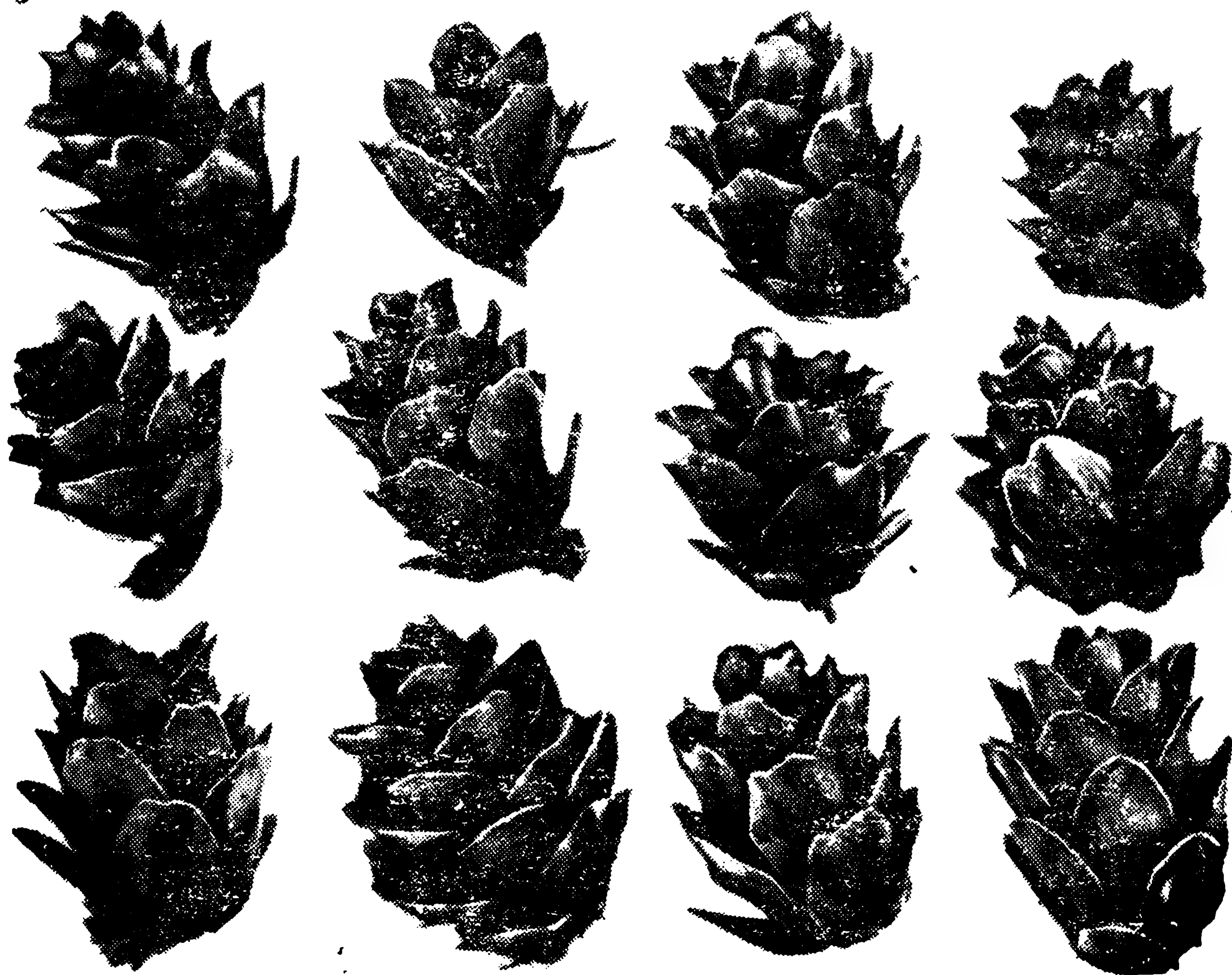

б

Таблица 9

Примеры эндогенной изменчивости ширины шишек у лиственниц

Географический пункт	Номер образца	Число измеренных шишек, шт.	Ширина шишек, мм	$M \pm m$, мм	σ, мм	C, %	P, %
Л. Гмелина							
ЯАССР:							
верховье р. Вилюй	16	80	7—11	9,3±0,13	1,2	12,6	1,4
г. Мирный	25	100	8—14	11,8±0,13	1,3	11 4	1,1
пос. Сунтар	58	75	10—15	12,3±0,17	1,5	12,3	1,4
пос. Нюрба	79	80	10—19	14,1±0,17	1,5	10,6	1,2
Л. Каяндера							
ЯАССР:							
пос. Сангар	100	80	10—21	16,7±0,23	2,0	12,2	1,4
устье р. Вилюй	93	100	15—23	19,5±0,18	1,8	9,4	0,9
Магаданская область, пос. Сеймчан	261	60	18—25	21,3±0,23	1,6	7,8	1,1
Амурская область, низовья р. Зеи	307	60	14—26	20,4±0,29	2,1	10,1	1,4

Таблица 10

Изменчивость ширины шишек у лиственницы в зависимости от условий местопроизрастания

Тип лиственничного леса	Номер образца	$M \pm m$, мм	σ, мм	C, %	P, %
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Бруснично-толокнянковый	1	11,4±0,15	1,4	12,4	1,3
Лишайниково-толокнянковый	3	12,0±0,18	1,9	15,4	1,5
	27	11,0±0,16	1,6	14,4	1,5
Багульниково-брусничный	15	10,6±0,16	1,5	14,0	1,6
Ольховниково-брусничный	17	10,2±0,15	1,5	14,4	1,5
	29	9,8±0,18	1,8	18.0	1,8
Бруснично-багульниковый моховой	10	11,4±0,17	1,6	13,9	1,6
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Лишайниково-брусничный	104	13,5±0,23	2,2	16,6	1,7
	118	16,7±0,17	1,7	10,0	1,0
Бруснично-толокнянковый	107	15,9±0,20	1,9	11,9	1,3
Ольховниково-брусничный	98	16,2±0,21	2,0	12,7	1,3
	109	18,0±0,36	3,6	20,0	2,0
Брусничный	101	17,6±0,29	2,9	16,3	1,7
Бруснично-багульниковый моховой	115	15,7±0,25	2,5	15,7	1,6

Рис. 11. Популяционная изменчивость ширины шишек лиственницы в различных районах Восточной Сибири.

Рис. 12. Средневариационная ширина шишек лиственницы для группы популяций на примере лиственничника брусничного.

Таблица 11

Изменчивость ширины шишек у лиственницы в однородных популяциях

Условия местопроизрастания	Исследовано популяций	Пределы значений		Средние значения	
		$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, мм	C, %
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Сухие	5	10,3±0,10—12,6±0,15	9,6—15,4	11,0±0,08	14,3
Средневлажные	11	9,8±0,18—13,9±0,19	13,5—22,1	10,9±0,07	18,4
Сырые	4	10,8±0,15—11,7±0,17	13,9—14,6	11,3±0,09	15,8
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Сухие	5	13,5±0,23—16,7±0,17	10,0—16,6	15,4±0,14	14,9
Средневлажные	9	14,3±0,25—17,6±0,29	12,7—15,8	16,1±0,11	17,4
Сырые	4	13,2±0,20—15,7±0,26	9,4—16,8	14,8±0,25	18,1

ске — 21,5, а в среднем течении р. Колымы (с. Нелемное, 150,5° в. д.) достигает 22,1 мм.

Изменчивость шишек у окраины ареалов и в зоне контакта видов изучалась по специально заложенным профилям в низовьях р. Вилюй (пос. Сунтар — урочище Китчан), в среднем течении р. Лены (г. Ленск — г. Якутск) и вдоль Транссибирской железнодорожной магистрали (с. Бушулей, Читинская обл.— низовья р. Зеи, Амурская обл.). В результате было установлено, что лиственницы Гмелина и Каяндера непосредственно не контактируют, а разделены полосой переходных гибридных форм (табл. 12—15). Ширина полосы в Центральной Якутии составляет 200—250, а на юге ареалов увеличивается до 500—600 км. Это наглядно иллюстрируют изменения средних значений ширины зрелых шишек и угла отклонения семенных чешуй от оси. У лиственницы Гмелина ширина шишек всюду меньше их длины, а у л. Каяндера, наоборот, больше. В зоне совместного произрастания средние значения ширины шишек занимают промежуточное положение и почти равны их длине, что не наблюдается в популяциях «чистых» видов. Эти факты меняют представления о соприкасающемся характере границ (см. рис. 2, 3) и свидетельствуют о наличии гибридизации.

Согласно Б. А. Карпелю и Н. С. Медведевой [1977] и нашим наблюдениям, ширина шишек находится в прямой зависимости от длины (табл. 16—18). Для лиственницы Гмелина чаще характерно наличие сильной ($0,7 < r < 0,9$) и значительной ($0,5 < r < 0,7$) связей (44,0 и 38,0% соответственно) между этими величинами и реже (18,0%) умеренной ($0,3 < r < 0,5$). Примером слабой ($r < 0,3$) и очень сильной ($r < 0,9$) корреляционной зависимости мы не обнаружили.

Таблица 12

Примеры изменчивости шишек у лиственницы в «чистых» популяциях и в зоне совместного произрастания

Географический пункт	Номер образца	Длина		Ширина		Отклонение чешуй от оси	
		$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, град	C, %
Л. Гмелина							
ЯАССР, пос. Нюя	331	15,4±0,10	12,1	11,5±0,12	19,0	35,0±0,33	19,3
Читинская обл., пос. Бушулей	279	16,3±0,28	14,9	14,6±0,27	15,2	35,0±0,93	23,1
Переходные формы в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера							
ЯАССР:							
г. Вилюйск	90	14,6±0,31	14,6	14,5±0,37	18,3	46,0±1,28	20,0
пос. Солянка	349	16,0±0,15	17,3	16,2±0,16	17,6	56,0±0,52	16,6
Амурская обл., пос. Ушумун	304	16,0±0,38	18,4	17,7±0,50	22,2	57,0±1,65	22,4
Л. Каяндера							
ЯАССР, пос. Мастах	92	14,2±0,20	13,8	16,8±0,17	10,0	74,3±0,93	12,6
Амурская обл., низовье р. Зеи	308	17,6±0,23	10,8	22,3±0,29	10,8	72,0±1,03	11,9

Таблица 13

Изменчивость шишек у лиственницы в низовьях р. Вилюй (на профиле пос. Сунтар — урочище Китчан)

Географический пункт	Длина		Ширина		Отношение ширины к длине шишек	Отклонение чешуй от оси		
	$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, мм	C, %		всего, град	$M \pm m$, град	C, %
Л. Гмелина								
Пос. Сунтар	16,4±0,25	15,0	13,8±0,17	12,4	0,84	20—45	34,0±0,57	16,5
Пос. Шея	15,8±0,21	13,5	13,9±0,27	19,1	0,88	15—45	34,0±0,74	22,0
Урочище Белые горы	14,9±0,23	15,5	12,0±0,16	13.4	0,81	15—45	35,0±0,74	21,2
Переходные популяции в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера								
Пос. Хоринцы	15,4±0,22	13,0	14,4±0,27	16,6	0,93	25—55	39,0±0,91	20,1
Г. Верхневилюйск	16,5±0,26	14,8	14,7±0,28	18,3	0,90	20—60	38,0±0,93	23,3
Г. Вилюйск	14,6±0,31	14,6	14,5±0,37	18,3	0,99	30—70	46,0±1,28	20,0
Л. Каяндера								
Пос. Мастах	14,2±0,20	13,8	16,8±0,17	10,0	1,18	55—95	74,0±1,26	12,6
Урочище Китчан	14,2±0,23	16,1	17,6±0,29	16,3	1,24	55—100	78,0±1,00	12,9

Таблица 14

Изменчивость шишек у лиственницы в Центральной Якутии (на профиле г. Ленск — г. Якутск)

Географический пункт	Длина		Ширина		Отношение ширины к длине шишек	Отклонение чешуй от оси		
	$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, мм	C, %		всего, град	$M \pm m$, град	C, %
Л. Гмелина								
Г. Ленск	16,9±0,17	15,5	13,8±0,15	24,4	0,82	10—45	28,0±0,36	29,0
Пос. Нюя	15,4±0,10	12,1	11,5±0,12	19,0	0,75	20—45	35,0±0,33	19,3
Р. Джерба	16,1±0,20	19,9	13,0±0,17	20,2	0,81	20—45	34,0±0,45	21,0
Переходные популяции в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера								
Пос. Чапаево	17,0±0,11	11,8	13,8±9,11	14,4	0,81	20—60	40,0±0,51	23,0
Пос. Кыллах	15,6±0,13	13,2	14,0±0,13	13,3	0,90	30—65	46,0±0,54	18,2
Г. Олекминск	15,6±0,10	15,2	16,7±0,15	21,0	1,07	35—75	53,0±0,58	19,6
Пос. Солянка	16,0±0,15	17,3	16,2±0,16	17,6	1,01	30—80	56,0±0,52	16,6
Р. Русская речка	14,5±0,14	17,3	16,2±0,17	18,6	1,12	45—80	62,0±0,55	13,4
Л. Каяндера								
Пос. Малыкан	13,1±0,12	15,9	13,7±0,15	18,7	1,05	60—90	74,0±0,38	8,3
Г. Якутск	13,6±0,23	13,2	21,6±0,28	10,0	1,59	60—95	76,0±0,91	9,2

Таблица 15

Изменчивость шишек у лиственницы в южной части ареала (на профиле с. Бушулуй Читинской обл. — г. Свободный Амурской обл. вдоль Транссибирской железнодорожной магистрали)

Географический пункт	Длина		Ширина		Отношение ширины шишек к длине	Отклонение чешуй от оси		
	$M \pm m$, мм	C, %	$M \pm m$, мм	C, %		Всего, град	$M \pm m$, град	C, %
Л. Гмелина								
С. Бушулуй	16,3±0,28	14,9	14,6±0,27	15,2	0,89	20—50	35,0±0,93	23,1
С. Амазар	13,9±0,20	12,2	13,0±0,22	13,9	0,94	20—50	31,0±0,79	21,0
Переходные популяции в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера								
Г. Ерофей Павлович	16,7±0,20	10,1	16,0±0,22	11,7	0,96	20—60	40,0±1,00	21,9
С. Уруша	14,6±0,20	10,4	16,5±0,33	15,6	1,13	25—70	48,0±1,48	22,6
С. Бам	14,9±0,20	11,5	14,3±0,23	13,7	0,96	25—65	41,0±0,99	20,5
С. Большой Невер	15,0±0,23	12,2	16,9±0,27	12,3	1,13	45—80	66,0±1,20	14,1
С. Талдан	15,4±0,35	17,7	17,1±0,23	10,4	1,11	45—80	66,0±0,99	11,6
С. Ушумун	16,0±0,38	18,4	17,7±0,50	22,2	1,11	40—85	57,0±1,65	22,4
Л. Каяндера								
Г. Шимановский	14,5±0,29	15,4	16,2±0,30	14,2	1,12	50—85	62,0±1,24	15,5
Низовья р. Зеи	17,6±0,23	10,8	22,3±0,29	10,8	1,27	55—90	72,0±1,03	11,9

Таблица 16

Корреляционная зависимость между основными количественными признаками зрелых шишек у лиственницы

Вид	Длина и ширина	Длина и число чешуй	Ширина и угол отклонения чешуй от оси
Л. Гмелина	0,464—0,869	0,319—0,832	0,307—0,809
Л. Каяндера	0,235—0,729	0,380—0,798	0,053—0,421
Переходные формы в зоне контакта видов	0,329—0,726	0,541—0,860	0 326—0,656

Таблица 17

Пример корреляционной зависимости между длиной и шириной шишек у лиственницы Гмелина (Красноярский край, пос. Тура, образец № 202)

Длина шишек, мм	Ширина шишек, мм										Итого
	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
12											
13	1	1	1								3
14		1	1	2	2						6
15		1		4	2	1	1				9
16				2	4	1	3				10
17					1	8	6	2			17
18							10	7	1		18
19								2	2	1	5
20							1		1		2
Всего	1	3	2	8	9	10	21	11	4	1	70

Примечание. Коэффициент корреляции + 0,838.

Таблица 18

Пример корреляционной зависимости между длиной и шириной шишек у лиственницы Каяндера (Магаданская обл., пос. Сеймчан, образец № 259)

Длина, шишек, мм	Ширина шишек, мм										Итого
	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	
11	1	2	1								4
12		1		1							2
13	1	3	3	3	1						11
14		1	4	1	2	1	1				10
15		1	4	2	1	1	1	1			10
16			3		2	1	1				7
17			1	2	4			1		1	9
18							1				1
19							2		1		3
20								2			2
21									1		1
Всего	2	8	16	9	10	3	6	4	2	1	60

Примечание. Коэффициент корреляции + 0,677.

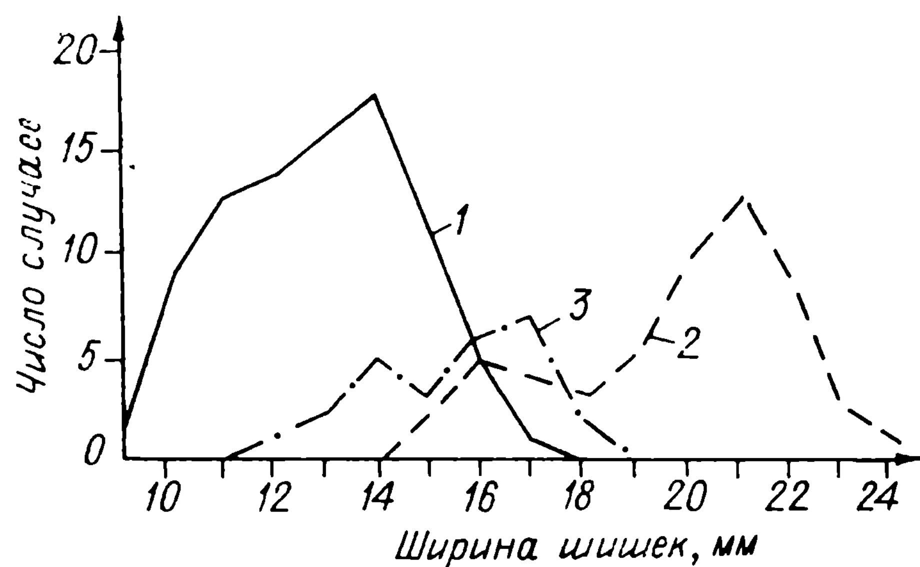


Рис. 13. Средневариационная ширина шишек лиственниц Гмелина (*1*), Каяндера (*2*) и в зоне контакта видов (*3*).

В популяциях лиственницы Каяндера между рассматриваемыми признаками чаще наблюдается значительная (50,0%) и умеренная (25,0%) связи, реже слабая (17,0%) и сильная (8,0%). Очень сильной зависимости здесь также не выявлено. В зоне совместного произрастания чаще отмечается умеренная (37,0%) и значительная (37,0%) связи, реже сильная (13,0%) и очень сильная (13,0%). Следовательно, отчетливой видовой специфики корреляционных связей не наблюдается.

Оценивая изменчивость средневариационной ширины шишек в целом (рис. 13), видим, что для лиственницы Гмелина она чаще составляет 11—15 мм, л. Каяндера — 19—22 мм, а в зоне контакта видов — 14—17 мм. Это наглядно подтверждает видоспецифичность признака. Пределы колебания средних значений ширины шишек у лиственницы Гмелина варьируют от 8,8 до 17,8 мм (C = 8,9—23,8%), л. Каяндера — 13,2—23,3 мм (C = = 7,1—22,2%), в зоне контакта видов — 10,9—20,8 мм (C = = 10,8—22,2%), л. Чекановского — 12,8—23,6 мм (C = 9,1—24,4%), л. сибирской — 16,8—22,8 мм (C = 10,6—19,9%).

Из всего изложенного следует, что ширина шишек является надежным признаком при диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера в природных популяциях. Она утрачивает свое значение лишь при сравнении их с другими видами восточно-сибирских лиственниц. Амплитуда изменчивости, выражаемая значениями коэффициентов вариации, не отличается существенно у разных видов лиственницы и находится на низком и среднем уровнях. В зоне контакта видов повышенной вариабельности ширины шишек не наблюдается.

Число чешуй

Число чешуй в шишке подвержено не меньшим изменениям, чем размеры. Н. В. Дылис [1961] считает, что этот признак «...индивидуально очень неустойчив и для практической систематики лиственниц имеет ограниченный интерес» (с. 48). Как по литературным данным [Дылис, 1961; Круклис, Милютин, 1977], так и по нашим наблюдениям число чешуй находится в прямой зависимости от длины шишек (см. табл. 16, табл. 19, 20). В популяциях лиственниц Гмелина и Каяндера между этими признаками

Таблица 19

Пример корреляционной зависимости между длиной шишек и числом чешуй в них у лиственницы Гмелина (Якутская АССР, Мирнинский р-н, образец № 21)

Длина шишек, мм	Число чешуй, шт													Итого
	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
10	1	1	1											3
11	2	2	1	2							1			8
12		1	6	3	2	3	2	2	1					20
13		1	1	2	1	1	1		1	1				9
14					1	1	3	1	3	1	1	1	1	13
15					1	2			3	1		2		9
16							1	2	1	1		1	1	7
17									1	1	1		1	4
18											1		1	2
Всего	3	5	9	7	5	7	7	5	10	5	4	4	4	75

Примечание. Коэффициент корреляции + 0,716.

Таблица 20

Пример корреляционной зависимости между длиной шишек и числом чешуй в них у лиственницы Каяндера (Якутская АССР, Амгинский р-н, образец № 235)

Длина шишек, мм	Число чешуй, шт.														Итого
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	
14	1	1													2
15			1	3	3	3		1							11
16		1	2	1	3	2	2								11
17				1	2	4		3				1			11
18					2		2	1	2		2	1			10
19										1	2	1			4
20					1					1	1	1	1		5
21								1			1				2
22								1	1			1			3
23														1	1
Всего	1	2	3	5	11	9	4	7	3	2	6	5	1	1	60

Примечание. Коэффициент корреляции + 0,740.

чаще наблюдаются связи значительная (43%) и умеренная (29%), реже сильная (25%) и слабая (3,0%). Видоспецифичности корреляционных связей не установлено.

Число чешуй варьирует на любом отдельном дереве (табл. 21) и по типам леса (табл. 22) в значительных пределах в разных географических районах. Эндогенная изменчивость у обеих лиственниц существенно не отличается и характеризуется наличием низкого уровня. В границах отдельных популяций, разных по условиям местопроизрастания и однородных, изменение числа

Таблица 21

Примеры эндогенной изменчивости числа чешуй в шишках у лиственницы по географическим пунктам

Географический пункт	Номер образца	Число чешуй в шишках	$M \pm m$	σ	C	P
		шт.			%	
Л. Гмелина						
ЯАССР						
верховья р. Вилюй	16	9—14	10,9±0,12	1,1	10,0	1,1
г. Мирный	25	11—16	13,3±0,12	1,2	8,8	0,9
пос. Сунтар	58	12—23	17,0±0,27	2,4	14,3	1,6
пос. Нюрба	79	15—25	19,2±0,25	2,3	11,9	1,3
Л. Каяндера						
ЯАССР:						
пос. Сунтар	100	17—30	21,9±0,31	2,8	12,7	1,4
устье р. Вилюй	93	12—21	16,1±0,19	1,9	11,7	1,2
Магаданская обл., пос. Сеймчан	261	15—23	19,5±0,32	2,1	12,5	1,6
Амурская обл., низовья р. Зеи	310	14—26	19,8±0,33	2,3	11,7	1,7

чешуй в шишке не подчиняется определенным закономерностям. Более крупным шишкам чаще свойственно и большее число чешуй. Однако и эта зависимость нередко нарушается (см. табл. 19, 20). Так, на западе Якутии при близких значениях длины шишек в лиственничниках бруснично-толокнянковом (15,9 мм) и лишайниково-толокнянковом (15,5 мм) среднее число чешуй существенно различно ($t = 11,94$). Аналогичные примеры можно привести и для лиственницы Каяндера.

Изменчивости числа чешуй в шишках в однородных популяциях (табл. 23) у лиственницы Каяндера присущи более высокие средние значения признака. В ряде случаев у части шишек здесь было учтено 25—30 чешуй, в то время как у лиственницы Гмелина на западе Якутии число их редко достигает 22—25 шт. Сравнение среднего числа чешуй в шишке у лиственниц в связи с условиями местопроизрастания на примере двух географических районов (см. табл. 23) показало, что видовые различия статистически достоверны ($t = 7,69—27,00$). На уровне популяций амплитуда изменчивости признака колеблется у лиственницы Гмелина от 9,4 до 16,8%, л. Каяндера от 9,6 до 24,0%. Видоспецифичность в вариабельности числа чешуй также не прослеживается.

Обращаясь к материалам, характеризующим изменчивость признака на более обширных фактических данных из разных частей ареалов (рис. 14, 15), видим, что абсолютные пределы варьирования числа чешуй, как и средние значения, колеблются в

Таблица 22

Изменчивость числа чешуй в шишках у лиственницы в зависимости от условий местопроизрастания

Тип лиственничного леса	Номер образца	$M \pm m$	σ	C	P
		шт.		%	
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Бруснично-толокнянковый	1	14,5±0,21	2,0	13,9	1,4
Лишайниково-толокнянковый	3	16,8±0,28	2,8	16,5	1,7
	27	18,8±0,32	3,2	17,1	1,7
Багульниково-брусничный	15	11,7±0,22	2,0	16,7	1,9
Ольховниково-брусничный	17	14,6±0,20	2,0	13,7	1,4
	29	13,9±0,24	1,9	14,2	1,5
Бруснично-багульниковый моховой	10	13,9±0,20	2,0	14,1	1,5
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Лишайниково-брусничный	104	20,3±0,29	2,7	13,5	1,4
	118	20,7±0,40	3,8	18,5	1,9
Бруснично-толокнянковый	107	21,0±0,31	2,8	13,2	1,5
	98	18,3±0,25	2,3	12,5	1,4
Ольховниково-брусничный	109	22,1±0,46	4,6	21,0	2,1
Брусничный	101	18,8±0,21	2,1	11,0	1,0
Бруснично-багульниковый моховой	115	18,7±0,32	3,2	17,4	1,7

Таблица 23

Изменчивость числа чешуй в шишках у лиственницы в однородных популяциях

Условия местопроизрастания	Изучено популяций	Пределы значений		Средняя	
		$M \pm m$, шт.	C, %	$M \pm m$, шт	C, %
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Сухие	5	14,4±0,24—18,8±0,32	14,2—18,0	16,6±0,16	19,4
Средневлажные	11	11,7±0,22—16,6±0,20	12,3—22,2	14,4±0,10	20,6
Сырые	4	12,8±0,20—14,6±0,18	12,4—15,6	14,3±0,12	16,4
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Сухие	5	17,8±0,33—21,0±0,31	13,5—18,5	19,0±0,21	17,4
Средневлажные	9	16,5±0,45—21,9±0,31	11,0—23,0	18,4±0,11	17,5
Сырые	4	17,5±0,22—18,7±0,32	12,8—17,4	18,3±0,15	16,4

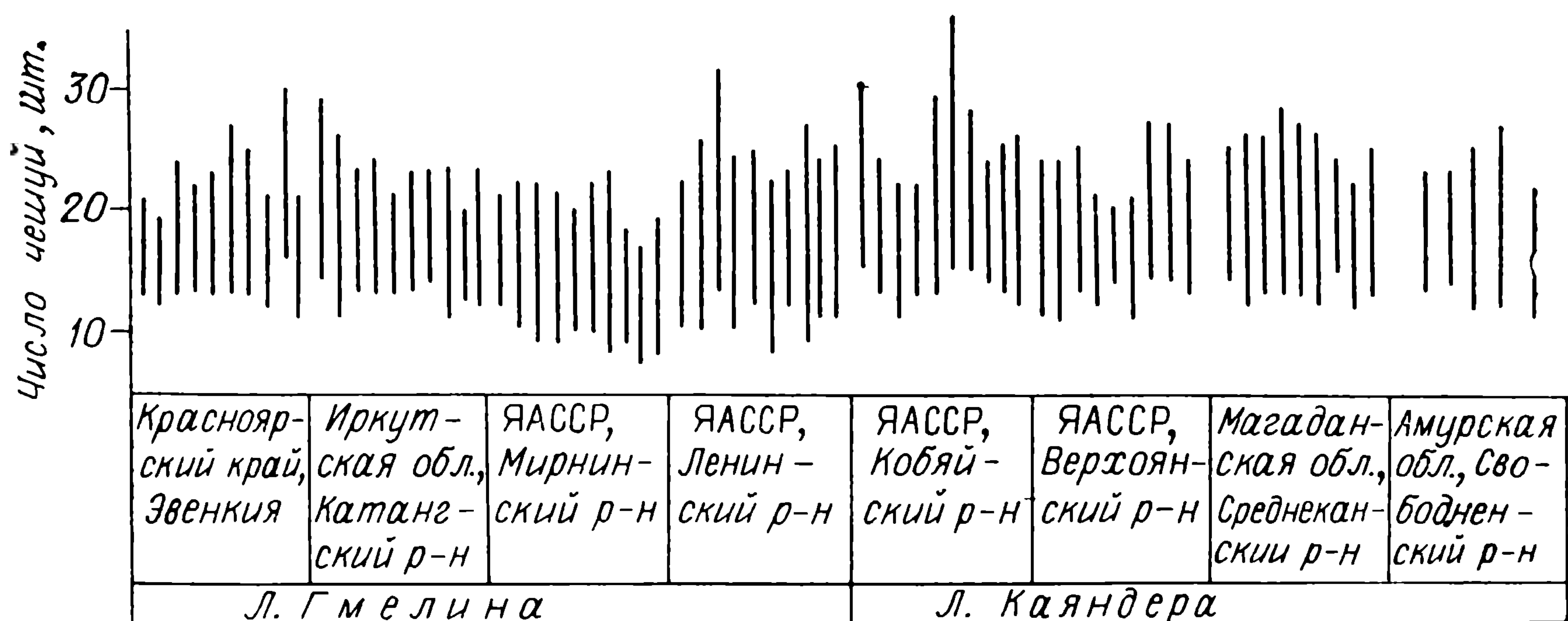


Рис. 14. Популяционная изменчивость числа чешуй в шишках у лиственницы в различных районах Восточной Сибири.

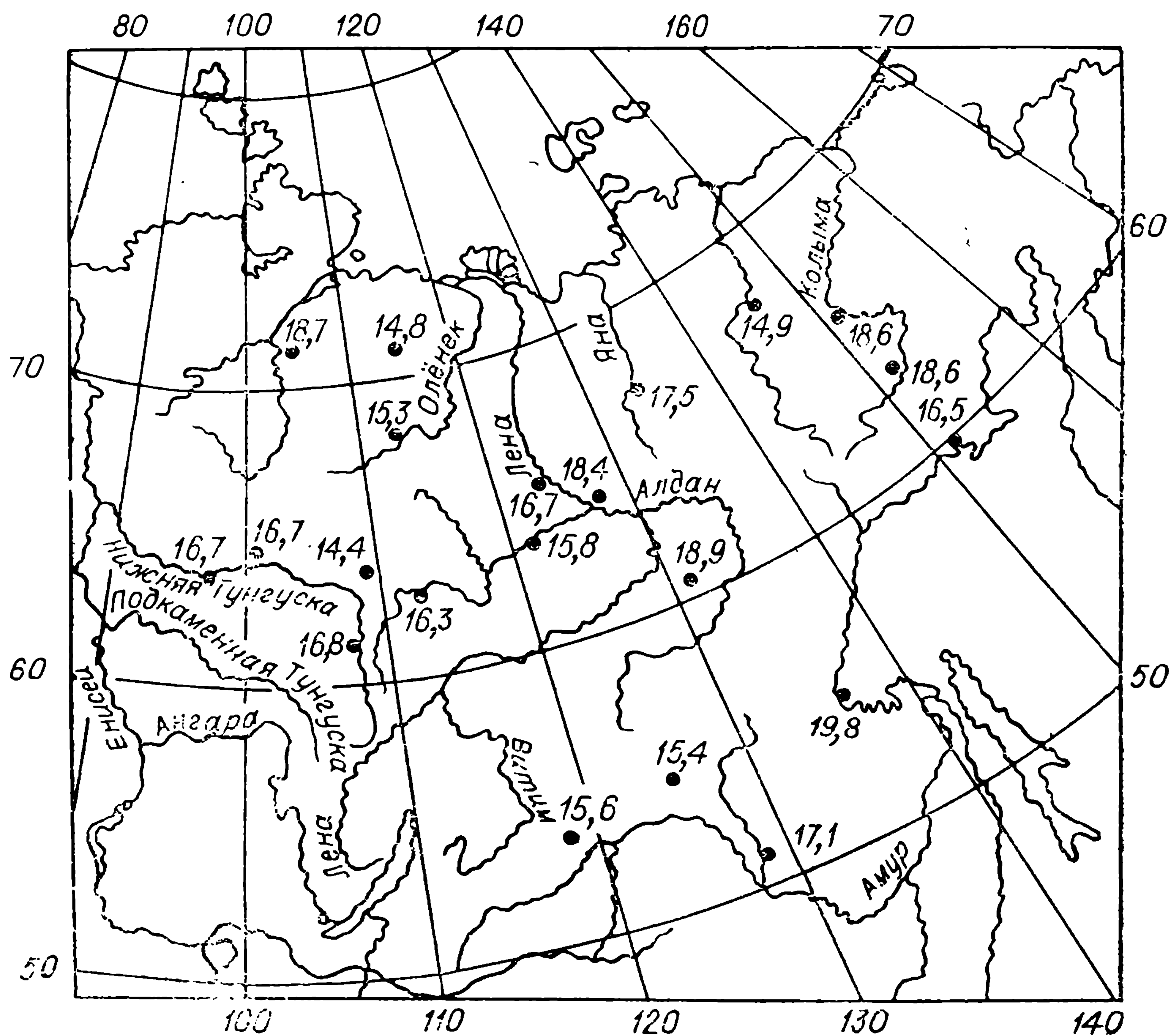


Рис. 15. Средневариационное число чешуй в шишках лиственницы для группы популяций на примере лиственничника брусничного.

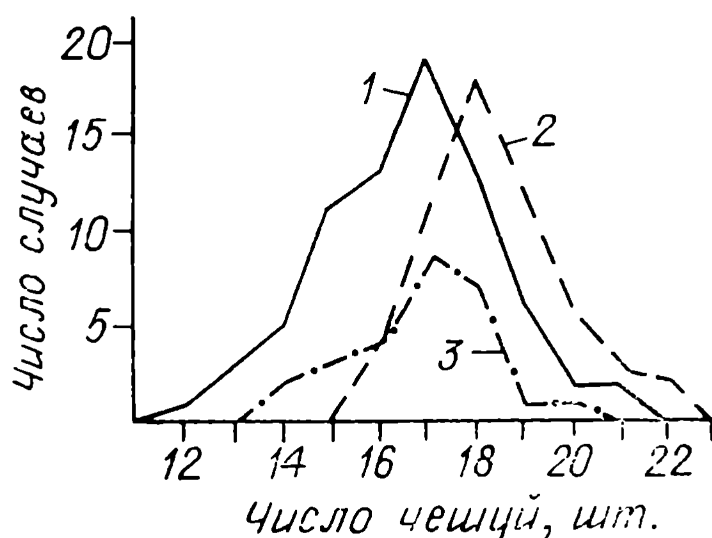


Рис. 16. Средневариационное число чешуй в шишках у лиственниц Гмелина (*1*), Каяндера (*2*) и в зоне контакта видов (*3*).

большом диапазоне и не подчиняются каким-либо географическим закономерностям в связи с проиллюстрированными ранее изменениями климатических условий. Максимальное число чешуй в шишке редко достигает 30 шт. как в популяциях лиственницы Гмелина, так и л. Каяндера. Чаще всего у обоих видов число чешуй не превышает 25 шт. и редко насчитывается меньше 10, хотя и прослеживается некоторая дифференциация. В частности, лиственнице Каяндера свойственны более высокие средние значения признака независимо от географического распространения (см. рис. 15). Результат согласуется с выводом Н. В. Дылиса [1961] о том, что в условиях особо сурового климата «...шишки лиственниц в действительности оказываются в среднем более многочешуйными» (с. 46). Таковы, например, шишки лиственницы Гмелина из низовий р. Котуй (70°30′ с. ш.) — у них среднее число чешуй (18,7 шт.) больше, чем в верховьях р. Вилюй (14,4 шт.), т. е. у 64° с. ш. В среднем течении р. Яны (67°30′ с. ш.), где распространена лиственница Каяндера, число чешуй (17,5 шт.) больше, чем в лиственничниках низовьев р. Зеи (17,1 шт.), хотя этот район расположен на 18° южнее.

При обобщении средневариационного числа чешуй по всем популяциям лиственниц Гмелина и Каяндера видно (рис. 16), что чаще всего средние значения варьируют в пределах 15—18 и 17—20 шт. соответственно. В зоне контакта видов для большинства популяций присуще наличие 15—18 чешуй в шишке. Пределы колебания средних значений числа чешуй в шишке у лиственницы Гмелина составляют 11,7—20,2 шт. (*C* = 10,5—23,2%), л. Каяндера — 16,0—25,3 шт. (*C* = 9,2—24,0%), в зоне контакта видов — 14,3—19,6 шт. (*C* = 13,2—23,4%), л. Чекановского — 16,9—27,0 шт. (*C* = 9,4—20,2%), л. сибирской — 21,2—28,7 шт. (*C* = = 11,1—22,3%). Следовательно, лиственница Гмелина имеет меньшее среднее число чешуй, чем другие восточно-сибирские виды. Более многочешуйными являются лиственницы Чекановского и сибирская. Независимо от видовой принадлежности этот признак характеризуется низким и средним уровнями изменчивости. При диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера в природных популяциях и изучении формового разнообразия число чешуй может рассматриваться лишь как дополнительный признак.

Число парастих

Число парастих (рядов чешуй) зависит от размеров шишек и числа чешуй в них. Вместе с тем принято считать, что этот признак имеет определенное диагностическое значение [Дылис, 1947; Бобров, 1972а, 1978; и др.]. Мы изучали его в 199 популяциях (лиственницы Гмелина — 76, л. Каяндера — 67, из зоны контакта видов — 20, л. Чекановского — 26, л. сибирской — 10).

Было установлено, что число парастих варьирует почти одинаково как от дерева к дереву, так и от популяции к популяции (табл. 24). В любом насаждении, образованном лиственницей Гмелина или л. Каяндера, чешуи в шишках расположены, как правило, в 2—4 ряда с незначительными изменениями в относительном распределении. Следует лишь подчеркнуть, что при больших средних размерах шишек и с увеличением числа чешуй в них возрастает количество шишек, насчитывающих четыре ряда. Определенное влияние на характер распределения шишек в популяциях по числу парастих оказывают и размеры чешуй. Иногда при большом числе чешуй парастих меньше, чем у шишек с минимальным числом чешуй, или наоборот. Однако в целом это не нарушает относительно стабильного распределения шишек у лиственниц по числу парастих (табл. 25).

Изменчивость признака по отдельным районам мы рассмотрим на примере лиственничника брусничного, имеющего наибольшее распространение в исследуемом регионе. Как видно, в любом из пунктов у обоих видов преобладают шишки, насчитывающие три ряда чешуй. Это наглядно отражает отсутствие видовой специфики признака.

Таблица 24

Примеры зависимости популяционной изменчивости числа парастих в шишках у лиственницы от условий местопроизрастания, %

Тип лиственничного леса	Номер образца	Изучено шишек, шт.	Число парастих			
			2	3	4	5
Западная Якутия (л. Гмелина)						
Бруснично-толокнянковый	1	90	13,3	66,7	20,0	—
Лишайниково-толокнянковый	3	100	16,0	64,0	20,0	—
Багульниково-брусничный	15	80	23,8	75,0	1,2	—
Ольховниково-брусничный	17	100	5,0	91,0	4,0	—
Бруснично-багульниковый мохой	10	80	8,7	91,3	—	—
Верхноянский хребет (л. Каяндера)						
Лишайниково-брусничный	104	90	3,3	84,4	12,3	—
Бруснично-толокнянковый	107	90	—	75,6	24,4	—
Ольховниково-брусничный	109	100	2,0	61,0	33,0	4,0
Брусничный	101	100	—	69,0	31,0	—
Бруснично-багульниковый моховой	115	100	9,0	66,0	25,0	—

Таблица 25

Изменчивость числа парастих в шишках лиственницы в различных частях ареала (на примере лиственничника брусничного), %

Район исследований	Изучено шишек, шт.	Число парастих			
		2	3	4	5
Л. Гмелина					
Красноярский край, Эвенкия	600	12,3	80,5	7,0	0,2
Иркутская обл. Катангский р-н	600	29,6	65,9	4,5	—
ЯАССР:					
Мирнинский р-н	920	34,0	62,0	4,0	—
Сунтарский р-н	415	18,8	76,9	4,3	—
Ленинский р-н	645	20,5	73,6	5,9	—
Красноярский край, Хатангский р-н	180	11,6	77,8	10,5	—
Л. Каяндера					
ЯАССР:					
Кобяйский р-н	930	12,7	69,6	16,8	0,9
Верхоянский р-н	270	14,1	81,8	4,1	—
Магаданская обл. Среднеканский р-н	495	8,1	80,4	11,5	—
ЯАССР, Амгинский р-н	260	6,2	88,0	5,8	—
Амурская обл. Свободненский р-н	380	14,7	81,6	3,7	—
ЯАССР, Абыйский р-н	400	26,1	61,7	12,0	0,2

Таблица 26

Изменчивость числа парастих в шишках лиственниц Восточной Сибири

Вид	Изучено шишек, шт.	Число парастих					
		2	3	4	5	6	7
Л. Гмелина	5900	1445 / 24,5	4130 / 70,0	324 / 5,5	1 / —	—	—
Л. Каяндера	6080	963 / 15,8	4411 / 72,6	690 / 11,3	16 / 0,3	—	—
Переходные формы в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера	1610	393 / 24,4	1092 / 67,8	119 / 7,4	6 / 0,4	—	—
Л. Чекановского	2215	60 / 2,7	1279 / 57,8	769 / 34,7	102 / 4,6	5 / 0,2	
Л. сибирская	575	2 / 0,3	222 / 38,6	312 / 54,2	20 / 3,5	13 / 2,3	6 / 1,1

Примечание. Здесь и далее в числителе — штук, в знаменателе — процент.

Характер распределения шишек по числу парастих у всех восточно-сибирских лиственниц (табл. 26) приводит к выводу, что лиственницы Гмелина и Каяндера трудно отличить по этому признаку. Несколько иначе дифференцируются шишки в попу-

ляциях лиственницы Чекановского и л. сибирской, где у части из них насчитывается шесть-семь рядов чешуй.

Таким образом, будучи непригодным для диагностики изучаемых видов, число парастих несколько отличает их от лиственницы сибирской, которой присущи три — пять рядов. Лиственница Чекановского занимает промежуточное положение, что подтверждают и исследования М. В. Круклис и Л. И. Милютина [1977].

Угол отклонения чешуй от оси зрелых шишек

Долгое время степень раскрытия зрелых шишек не привлекала внимания систематиков. Одним из первых отметил значительную изменчивость этого признака у разных лиственниц В. Н. Сукачев [1924]. Позднее Б. П. Колесников [1946] использовал его при описании лиственницы Каяндера. В дальнейшем было установлено, что угол отклонения семенных чешуй определяет не только форму и сложение шишек, но и сроки, и характер рассеивания семян [Дылис, 1961; Егоров, 1961; Чугунов, 1961; Поздняков, 1962, 1975; Карпель, 1969—1971, 1974; Медведева, 1971; Щербаков, 1975; Карпель, Медведева, 1977; Абаимов, Карпель, 1978; Абаимов и др., 1980; и др.].

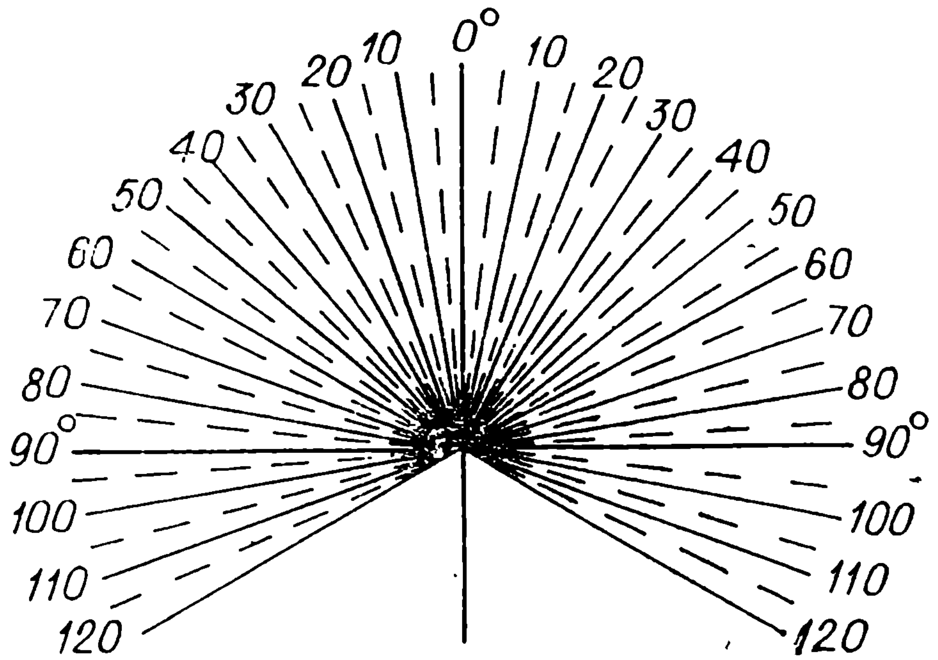
Н. В. Дылис [1961] рассматривал степень раскрытия зрелых шишек в качестве главного морфологического признака, по которому он разделил лиственницу даурскую на западную и восточную расы. Впоследствии Е. Г. Бобров [1972, 1978], восстанавливая приоритетное научное название лиственницы даурской и выделяя в качестве самостоятельного вида лиственницу Каяндера, также руководствовался этой отличительной особенностью.

В литературе изменчивость угла отклонения чешуй описывается только на основе глазомерной оценки. Так делал, например, Б. П. Колесников [1946], выделяя две группы шишек. Н. В. Дылис [1961] предлагал ограничиваться тремя градиентами в связи с трудоемкостью точного определения степени раскрытия шишек на обширном материале. Однако такой подход не позволяет с достаточной точностью определить амплитуду варьирования, а следовательно, и не может дать ответа на вопрос «...о степени генетической закрепленности... признака вида, знание чего крайне необходимо для селекционной работы» [Мамаев, 1969, с. 3].

Для получения объективных показателей степень раскрытия совершенно зрелых и сухих шишек определяли с помощью специально изготовленного угломерного приспособления (рис. 17). Угол отклонения оценивали по центральным чешуям, расположенным в середине шишки. Всего было измерено около 26 тыс. шишек более чем из 200 популяций восточно-сибирских лиственниц.

Эндогенная изменчивость угла отклонения чешуй (табл. 27) у лиственницы Гмелина характеризуется средним уровнем, у л. Каяндера — низким. Даже на примере отдельных особей от-

Рис. 17. Приспособление для замера степени раскрытия чешуй в зрелых шишках.



четливо проявляется видовая обособленность. У шишек с одного дерева рассматриваемый признак высокоустойчив. Видоспецифичность сохраняется в разных пунктах наблюдений, хотя есть сведения о большой зависимости этого признака от факторов внешней среды [Дылис, 1961; Круклис, Милютин, 1977; и др.]. До сих пор не выяснены причины, определяющие степень отклонения чешуй от оси зрелых шишек. Н. В. Дылис [1961] склонен считать, «...что наблюдаемые в природе различия... имеют адаптивный характер...» (с. 52).

Выявлено, что в разных условиях произрастания (табл. 28, 29) в насаждениях, образованных лиственницей Гмелина, средние значения угла отклонения чешуй колеблются по типам леса в пределах 24,0—34,0° (лимиты 15—45°). Наименьшее среднее отклонение чешуй наблюдается в лиственничниках лишайниково-толокнянковом и бруснично-толокнянковом. Интересно, что и в некоторых насаждениях лиственницы Каяндера меньшие средние зна-

Таблица 27

Примеры эндогенной изменчивости угла отклонения чешуй от оси зрелых шишек у лиственницы

Географический пункт	Крайние значения признака	$M \pm m$	σ	C	P
	град			%	
Л. Гмелина					
ЯАССР:					
верховья р. Вилюй	15—40	30,0±0,58	5,2	17,4	1,9
г. Мирный	20—40	32,0±0,46	4,7	14,7	1,5
пос. Сунтар	15—40	27,0±0,54	4,7	17,2	2,0
пос. Нюрба	20—50	33,0±0,80	7,2	21,5	2,4
Л. Каяндера					
ЯАССР:					
пос. Сангар	60—90	72,0±0,97	7,8	10,7	1,3
устье р. Вилюй	55—90	71,0±0,95	8,9	12,6	1,3
Магаданская обл., пос. Сеймчан	65—90	77,0±0,82	5,8	7,5	1,1
Амурская обл. низовья р. Зеи	60—90	75,0±0,93	6,6	8,8	1,2

Таблица 28

Изменчивость угла отклонения чешуй от оси зрелой шишки у лиственниц в зависимости от условий местопроизрастания

Тип лиственничного леса	Номер образца	$M \pm m$	σ	C	
		град		%	
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Брусничво-толокнянковый	1	29,0±0,56	5,4	18,8	2,0
Лишайниково-толокнянковый	3	30,0±0,39	3,9	13,3	1,3
	27	24,0±0,44	4,4	18,4	1,9
Багульниково-брусничный	15	34,0±0,65	5,7	16,7	1,9
Ольховниково-брусничный	17	31,0±0,43	4,3	13,8	1,4
	29	30,0±0,77	7,8	25,6	2,6
Бруснично-багульниковый моховой	10	33,0±0,60	5,4	16,6	1,8
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Лишайниково-брусничный	104	73,0±1,25	11,9	16,4	1,7
	118	83,0±0,80	7,6	9,1	1,0
Бруснично-толокнянковый	107	63,0±1,09	10,4	16,4	1,7
Ольховниково-брусничный	98	75,0±1,34	12,7	17,0	1,8
	109	80,0±0,96	9,7	12,0	1,2
Брусничный	101	78,0±1,00	10,0	12,9	1,3
Бруснично-багульниковый моховой	115	82,0±1,08	10,8	13,2	1,3

Таблица 29

Изменчивость угла отклонения чешуй от оси зрелой шишки у лиственницы в однородных популяциях

Условия местопроизрастания	Исследовано популяций	Пределы		Средняя	
		$M \pm m$, град	C, %	$M \pm m$, град	C, %
Западная Якутия (л. Гмелина)					
Сухие	5	24,0±0,44—30,0±0,39	13,3—24,8	27,0±0,31	22,8
Средневлажные	11	26,0±0,84—35,0±0,59	13,8—26,5	30,0±0,23	23,4
Сырые	4	28,0±0,75—33,0±0,60	11,2—25,7	31,0±0,31	18,7
Верхоянский хребет (л. Каяндера)					
Сухие	5	73,0±1,25—83,0±0,80	9,1±16,4	75,0±0,73	15,4
Средневлажные	9	71,0±0,95—84,0±0,92	10,3—17,0	75,0±0,29	14,2
Сырые	4	71,0±1,34—82,0±1,08	9,1—18,8	77,0±0,59	15,3

чения также зафиксированы в типах леса, формирующихся на почвах с недостаточным увлажнением (см. табл. 28). Тем не менее строгой зависимости в изменчивости угла отклонения чешуй от условий местопроизрастания нами не установлено. При сравнении пределов среднестатистических величин и средних значений, рассчитанных для группы однородных популяций (см. табл. 29), видно, что в разных экологических условиях значения признака могут быть почти одинаковыми, а у шишек лиственницы Гмелина, произрастающей в условиях умеренного и избыточного увлажнения, разница оказалась несущественной (t = 2,59). Недостоверны различия средних значений степени отклонения чешуй от оси и у лиственницы Каяндера в сухих и средневлажных условиях местопроизрастания (t = 0). В рассматриваемых популяциях лиственницы Гмелина средние значения не превышают 35° (лимиты 15—45°), а для л. Каяндера они составляют 71—84° (лимтиы 55—100°). Видовые различия признака статистически достоверны (t = 55,51—121,70). Коэффициенты вариации свидетельствуют о том, что для лиственницы Гмелина характерен средний и повышенный уровень (C = 11,2—26,5%), а л. Каяндера — низкий и средний (C = 9,1—18,80). Видоспецифичность угла отклонения чешуй сохраняется и в других пунктах (рис. 18, 19), за исключением зоны контакта видов (см. табл. 12—15, рис. 20, *в*). В разных частях ареала лиственницы Гмелина средние значения варьируют от 26 до 37° (см. рис. 19). Наиболее плотные и слабо раскрывающиеся шишки концентрируются в насаждениях севернее 64° с. ш. (в верховьях Вилюя и в бассейнах рек Оленека и Анабара). При продвижении к югу средние значения несколько возрастают и в Читинской области составляют обычно 31—38°. Следовательно, на фоне изменяющихся эколого-географических условий угол отклонения чешуй возрастает с севера на юг.

Постепенное изменение в степени раскрытия зрелых шишек прослеживается и в популяциях лиственницы Каяндера, причем как с запада на восток, так и с юга на север увеличиваются средние показатели. На северо-востоке Якутии чаще, чем в других пунктах, встречаются особи, у которых чешуи в шишках ориентированы под углом 100—110°. Таким образом, если принять гипотезу Н. В. Дылиса [1961] об адаптивном характере различий в степени раскрытия шишек, то можно наблюдать диаметрально противоположную видовую специализацию изучаемых лиственниц по этому признаку. Так, в более суровых климатических условиях ареала лиственницы Гмелина — на северо-западе Якутии — преобладают самые плотные по сложению и слабо раскрывающиеся шишки. А на северо-востоке республики, где континентальность климата усиливается, лиственнице Каяндера свойственны, наоборот, рыхлые по сложению шишки с бóльшим углом отклонения чешуй (см. рис. 19, 20, *б*). Вопреки выводам Н. В. Дылиса [1961] о крутой смене выделяемых им градиентов в пространстве «...приблизительно на линии 120-го меридиана...» (с. 49), в природных популяциях зоны контакта видов наблюдается их постепенный

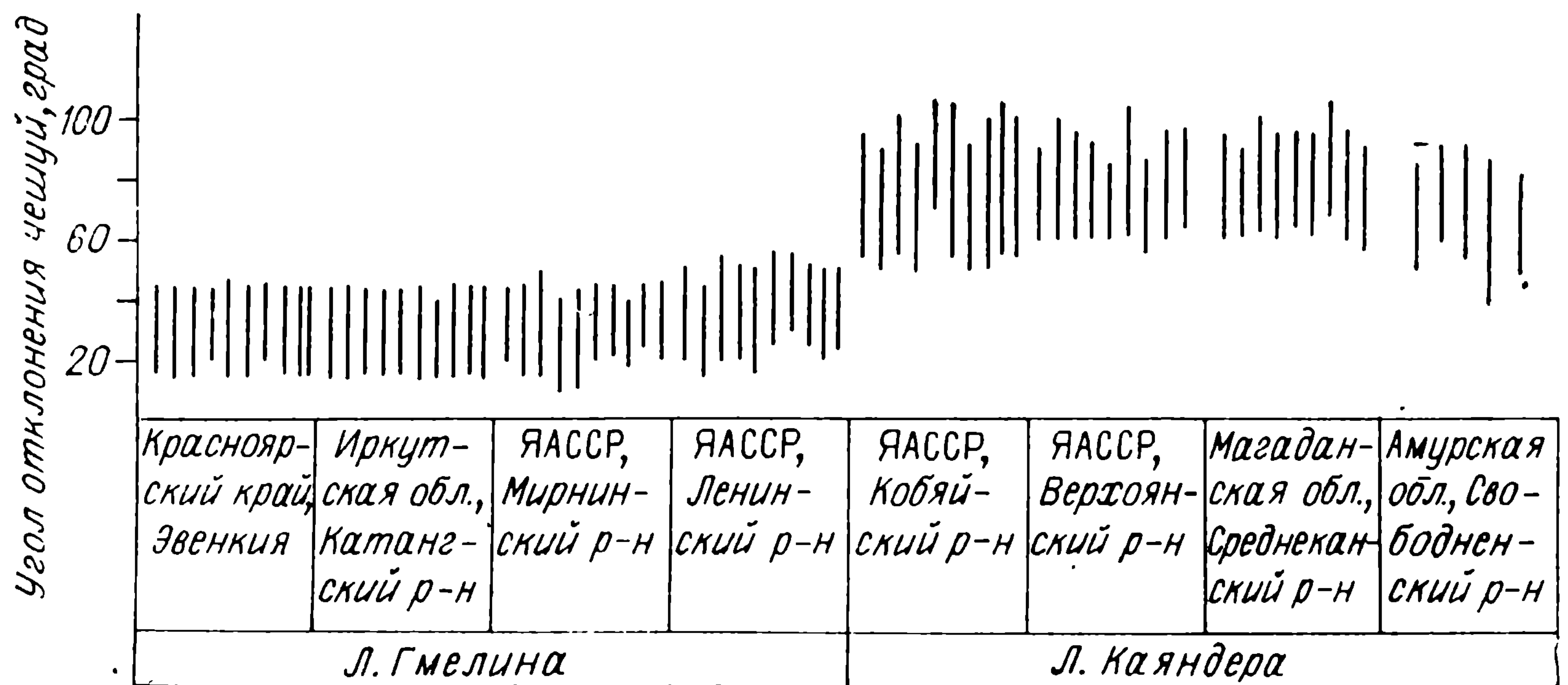


Рис. 18. Популяционная изменчивость угла отклонения чешуй от оси зрелых шишек у лиственницы в различных районах Восточной Сибири.

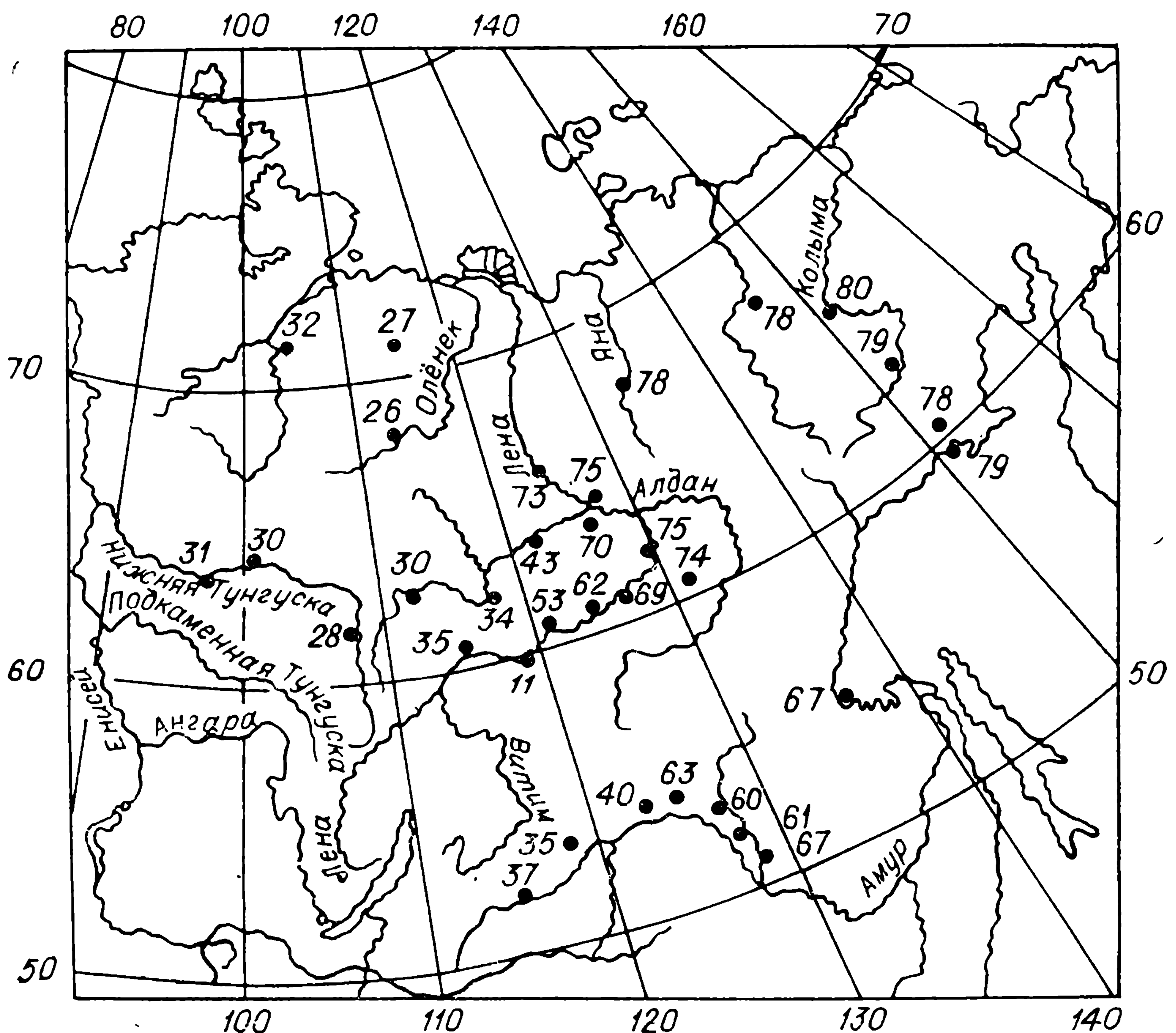


Рис. 19. Средневариационные значения угла отклонения чешуй от оси зрелых шишек иственницы для группы популяций на примере лиственничника брусничного.

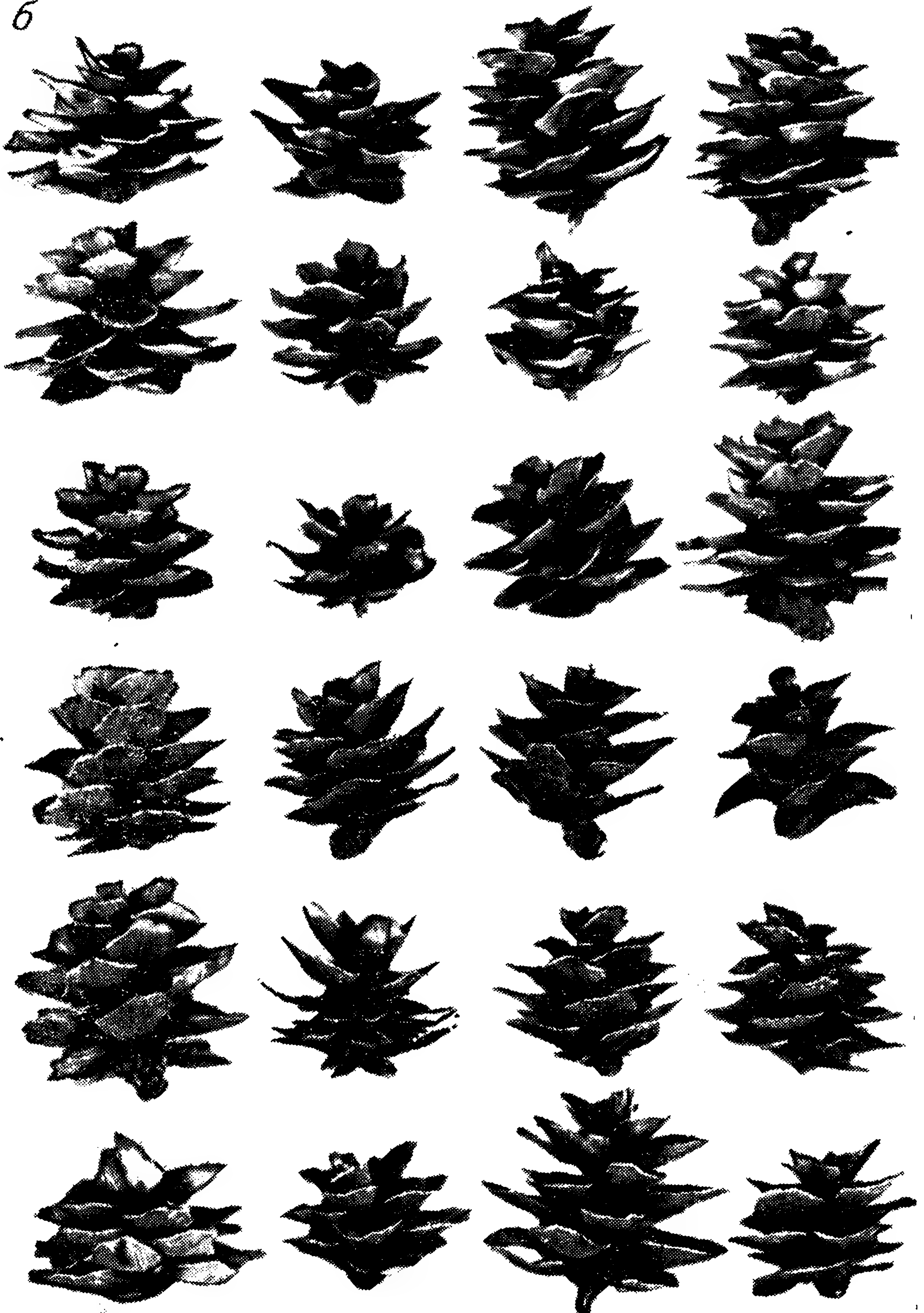


Рис. 20. Угол отклонения чешуй от оси зрелых шишек у лиственниц разных частей ареала.

а — л. Гмелина; *б* — л. Каяндера; *в* — в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера.

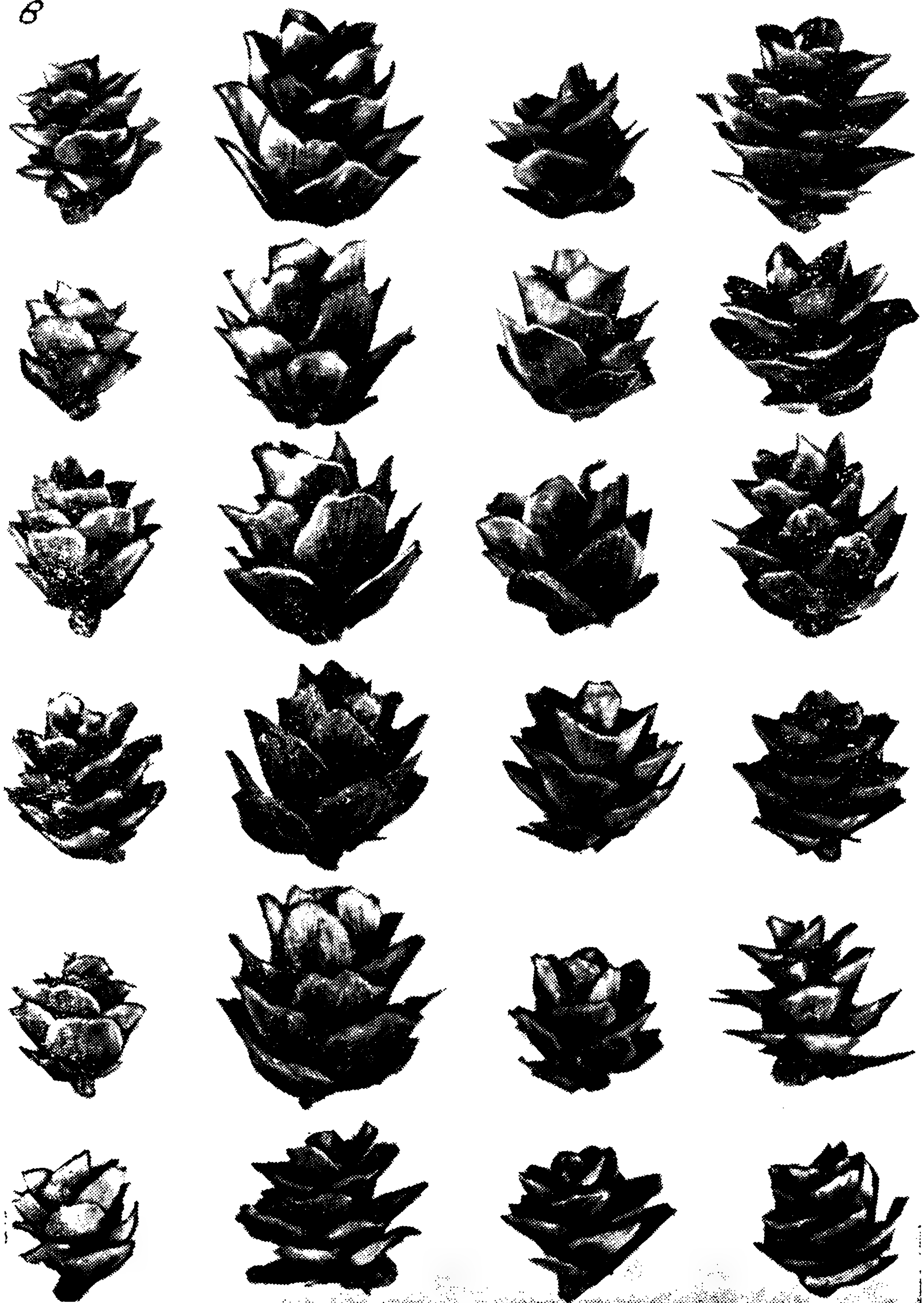
переход (см. табл. 12—14, рис. 19). О географическом распространении переходных форм наглядное представление дает карта ареалов (см. рис. 3).

Нами установлено, что ширина шишек и угол отклонения чешуй от оси находятся в прямой корреляционной зависимости (см. табл. 16, табл. 30, 31). В популяциях лиственницы Гмелина чаще наблюдается умеренная (44,0%) и сильная (25,0%) связи, реже — значительная (19,0%) и слабая (12,0%). Для лиственницы Каяндера характерно наличие только слабой (62,0%) и умеренной (38,0%) корреляционной зависимости. В переходных популяциях преобладают значительная (50,0%) и умеренная (37,0%) связи, слабая встречается реже (13%). Следовательно, наблюдается видовая специфика корреляционных связей между шириной шишек и углом отклонения чешуй. Показатели изменчивости средневариационной степени отклонения чешуй от оси (рис. 21) выявили устойчивую видоспецифичность признака. Если для лиственницы Гмелина, судя по характеру кривой, типичны средние значения 25—35°, то для л. Каяндера — 70—80°. В зоне



контакта максимум не выражен и средневариационные значения признака занимают промежуточное положение между таковыми у родительских видов.

По нашим наблюдениям, пределы колебания средних значений угла отклонения чешуй от оси зрелых шишек у лиственницы Гме-



лппа составляют 24,0—40,0° (C = 11,2—28,6%), л. Каяндера — 63,0—86,0° (C = 7,4—18,5%), в зоне контакта видов — 35,6—66,0° (C = 11,6—29,0%), л. Чекановского — 28,4—44,0° (C = = 6,7—29,0), л. сибирской — 32,0—42,0° (C = 12,4—21,3%).

Итак, угол отклонения чешуй от оси зрелых шишек независим

Таблица 30

Пример корреляционной зависимости между шириной шишек и углом отклонения чешуй у лиственницы Гмелина (Красноярский край, пос. Тура, образец № 198)

Ширина шишек, мм	Угол отклонения чешуй, град							Итого
	15	20	25	30	35	40	45	
11		1	1					2
12	2	2	1					5
13	1	4	5	1				12
14		2	6	4	1			13
15			5	7	2	1		15
16			3	2	5	1	2	13
17				2	2	2	1	7
18						1	2	3
Всего	3	9	21	16	10	5	5	70

Примечание. Коэффициент корреляции + 0,799.

от условий внешней среды, наследуется и, следовательно, надежен при диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера. Лиственницы сибирская и Чекановского по степени раскрытия зрелых шишек существенно не отличаются от л. Гмелина. Это позволяет предположить, что плотные, слабо раскрывающиеся шишки — признак филогенетически более древний. За длительный период изоляции в ледниковых убежищах под влиянием изменявшихся климатических условий в популяциях протекал интенсивный естественный отбор и происходила дивергенция многих признаков. В результате большой угол отклонения чешуй закрепился как признак видо-

Таблица 31

Пример корреляционной зависимости между шириной шишек и углом отклонения чешуй в них у лиственницы Каяндера (Магаданская обл., пос. Сеймчан, образец № 258)

Ширина шишек, мм	Угол отклонения чешуй, град							Итого
	60	65	70	75	80	85	90	
18		1			1			2
19		2	3					5
20	1	1	4	5		1	2	14
21		1	5	2	3	1		12
22		2	2	7	3	4		18
23		2		2	2		2	8
24			3	2	1	1	2	9
25				1	3			4
26					1	1	1	3
Всего	1	9	17	19	14	8	7	75

Примечание. Коэффициент корреляции + 0,326.

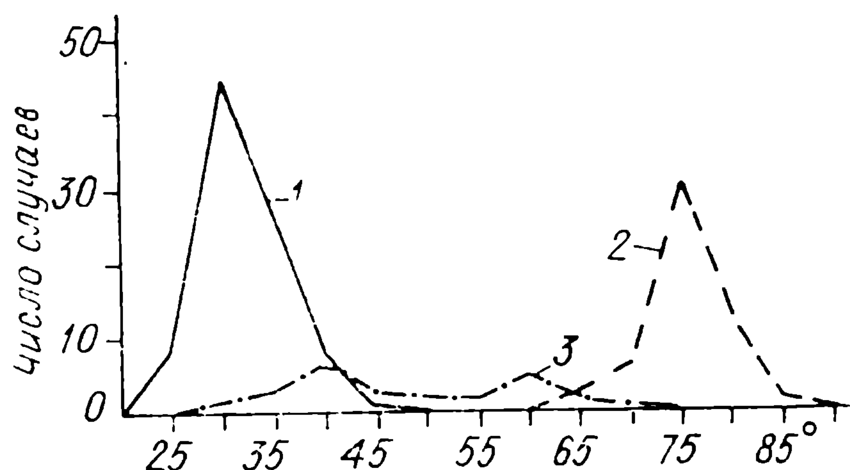


Рис. 21. Средневариационные значения угла отклонения чешуй от оси зрелых шишек лиственниц Гмелина (*1*), Каяндера (*2*) и в зоне контакта видов (*3*).

вой, отличающий лиственницу Каяндера от других восточно-сибирских видов. Амплитуда изменчивости данного признака у разных лиственниц существенно не отличается и характеризуется наличием низкого и среднего, а в ряде случаев и повышенного уровня.

Форма шишек

Форма зрелых шишек зависит не только от размеров (длина и ширина), но и от степени отклонения семенных чешуй при созревании. По мнению В. Н. Сукачева [1924], этот признак незначительно варьирует у каждого вида и «...сам по себе для филогении мало дает, но при сопоставлении с другими он может быть использован в этом отношении» (с. 18).

При сравнительном изучении формы шишек мы выделяли только пять основных групп:

1) овальные — ширина значительно меньше длины и самая широкая часть расположена посередине;

2) яйцевидные — ширина меньше длины и самая широкая часть расположена ближе к основанию;

3) широкояйцевидные — длина шишек чуть больше ширины или равна ей и самая широкая часть расположена ближе к основанию;

4) шаровидные — длина шишек равна их ширине и самая широкая часть находится посередине;

5) сплюснуто-шаровидные — ширина всегда значительно больше длины.

По нашим наблюдениям, на любом дереве основное количество шишек обычно тяготеет к какому-либо одному типу формы. У лиственницы Гмелина это яйцевидная (45,0—0,86,3%), у л. Каяндера — сплюснуто-шаровидная (75,0—100,0%) с незначительным отклонением части шишек к другим группам (табл. 32, рис. 22).

Различия в типах леса не определяют больших отклонений в распределении шишек по форме. Например, на западе Якутии в лиственничнике бруснично-толокнянковом 37,0% шишек имеют овальную форму, 51,0 — яйцевидную, 12,0% — широкояйцевидную; в ольховниково-брусничном соответственно 33,0; 40,0 и 27,0%, а в бруснично-багульниковом моховом — 16,7; 70,0; 12,2 и только 1,1% — шаровидную.

Таблица 32

Примеры эндогенной изменчивости формы шишек у лиственницы в пределах небольших географических районов, %

Номер дерева	Изучено шишек, шт.	Форма шишек				
		овальная	яйцевидная	широкояйцевидная	шаровидная	сплюснуто-шаровидная
Западная Якутия (л. Гмелина)						
1	100	26,0	56,0	16,0	2,0	—
2	80	21,4	70,0	8,6	—	—
3	100	37,0	52,0	11,0	—	—
4	80	5,0	82,5	12,5	—	—
5	75	30,7	64,0	5,3	—	—
6	100	5,0	45,0	50,0	—	—
7	80	51,3	48,7	—	—	—
8	100	8,0	56,0	37,0	3,0	—
9	80	6,3	86,3	7,4	—	—
10	100	24,0	70,0	6,0	—	—
Верхоянский хребет (л. Каяндера)						
1	100	—	—	—	—	100
2	90	—	—	—	2,2	97,8
3	80	—	—	7,5	17,5	75,0
4	80	—	—	—	7,5	92,5
5	65	—	—	3,1	13,8	83,1
6	100	—	—	2,0	12,0	86,0
7	80	—	—	2,5	10,0	87,5
8	60	—	—	—	3,3	96,7
9	90	—	—	—	5,6	94,4
10	100	—	—	5,0	7,0	88,0

В популяциях лиственницы Гмелина широкояйцевидная и шаровидная формы свойственны самым мелким по размерам шишкам. Аналогичная зависимость была подмечена и Н. В. Дылисом [1961].

У лиственницы Каяндера распределение шишек по форме существенно отличается. Так, на западном макросклоне Верхоянского хребта в лиственничнике лишайниково-брусничном сплюснуто-шаровидную форму имеют 82,2% шишек, шаровидную — 12,2 и широкояйцевидную — 5,6%; в брусничном — 78,0; 15,0 и 7,0% соответственно, а в бруснично-голубичном моховом — 68,0; 21,0 и 11,0%. Следовательно, независимо от типа леса этому виду свойственны сплюснуто-шаровидные шишки. В характере распределения особей в однородных популяциях по форме шишек на примере двух географических районов (табл. 33) также отчетливо прослеживается видовая дифференциация. Если в Западной Якутии преобладают овальные и яйцевидные шишки, то в популяциях лиственницы Каяндера основное число шишек имеет сплюснуто-шаровидную и шаровидную формы (рис. 23). Количественно этот признак выражается отношением ширины шишек к их длине.

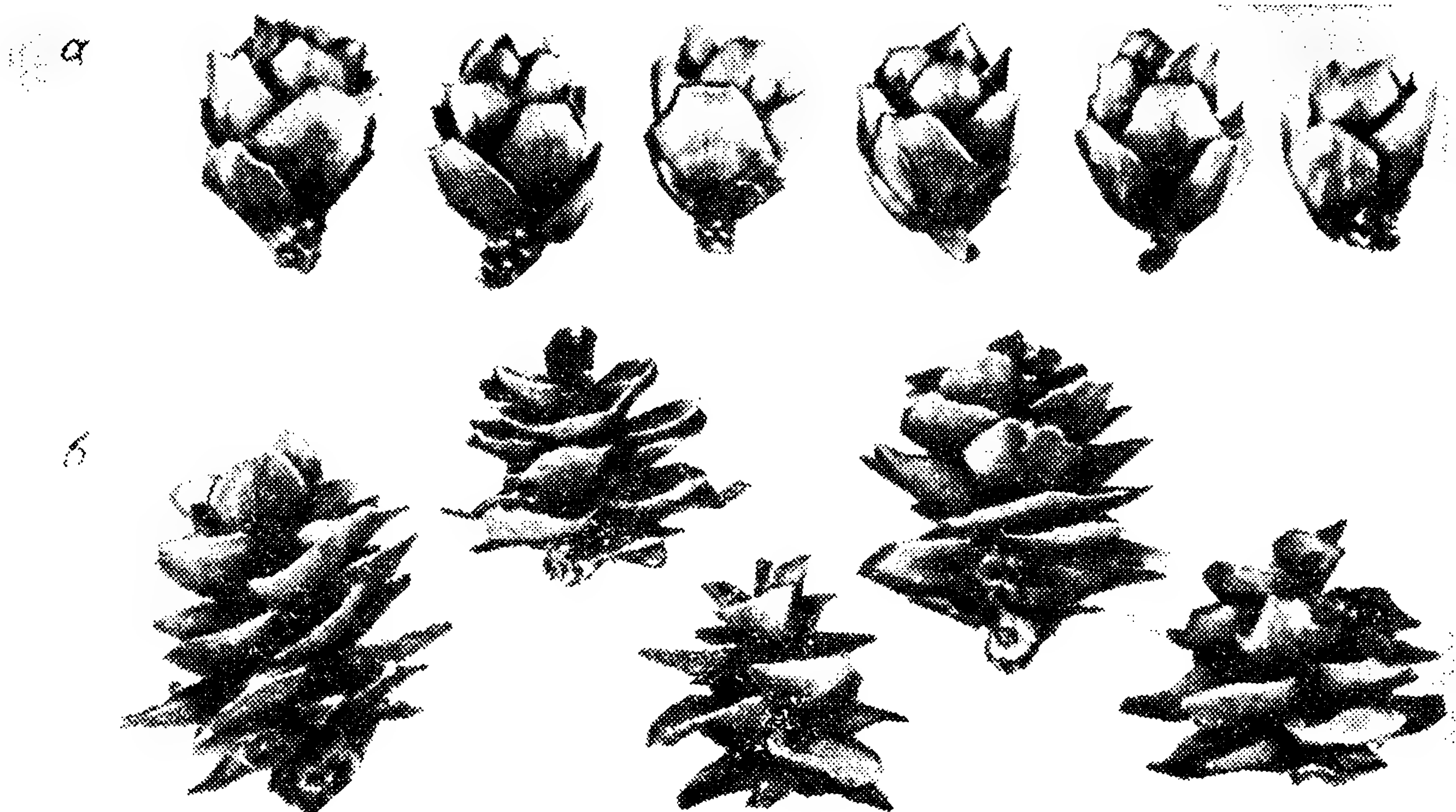


Рис. 22. Изменчивость формы шишек лиственниц в пределах кроны одного дерева (натуральная величина).

а — л. Гмелина (Красноярский край, окрестности Туры); *б* — л. Каяндера (Магаданская обл., среднее течение р. Колымы).

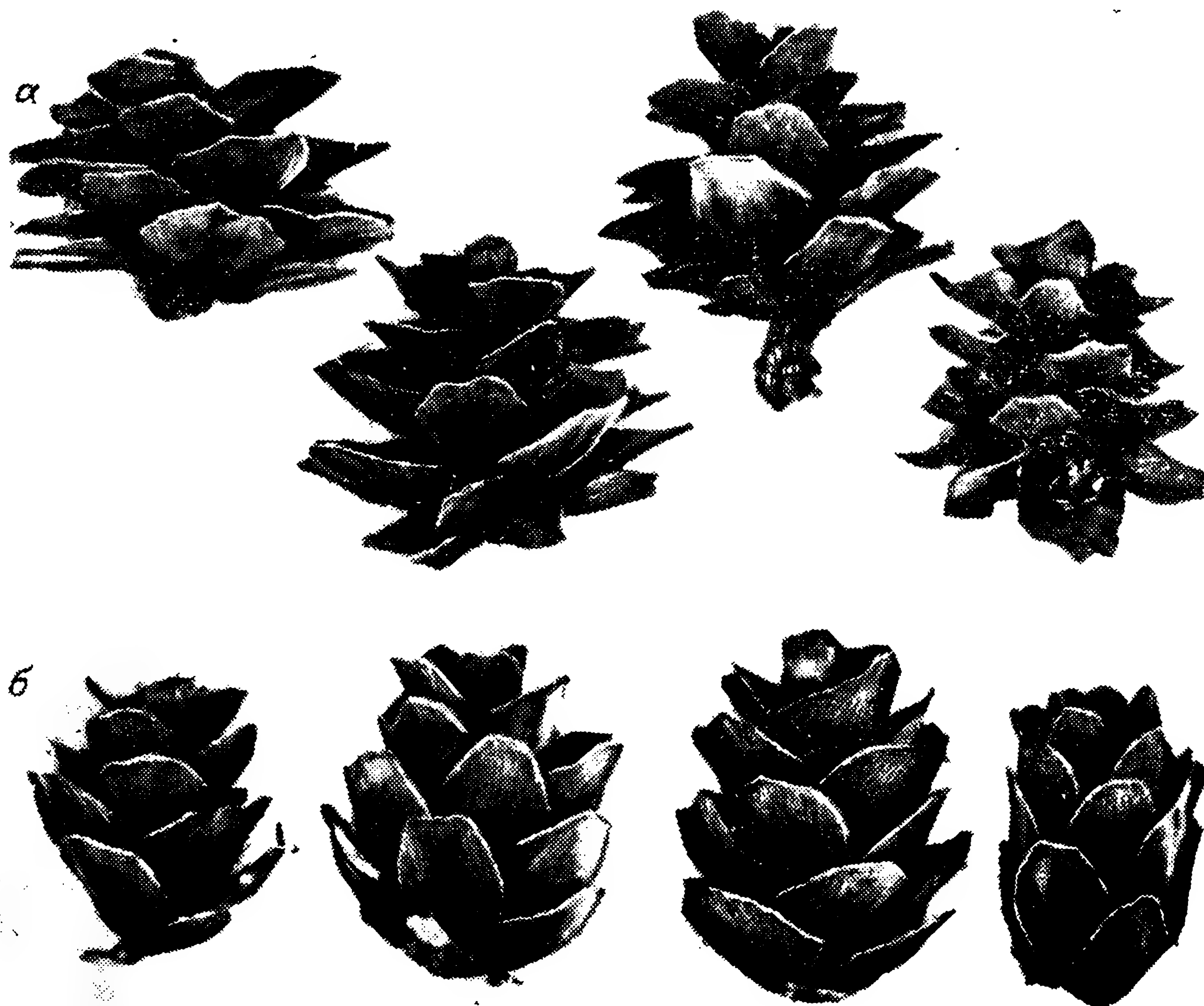


Рис. 23. Типичная форма шишек лиственниц Каяндера (*а*) и Гмелина (*б*) из разных частей ареала.

Таблица 33

Изменчивость формы шишек у лиственницы в однородных популяциях, %

Условия местопроизрастания	Изучено шишек, шт.	Форма шишек				
		овальная	яйцевидная	широкояйцевидная	шаровидная	сплюснуто-шаровидная
Западная Якутия (л. Гмелина)						
Сухие	465	37,8	42,0	17,6	2,6	—
Средневлажные	920	18,5	41,4	31,3	8,8	—
Сырые	280	11,8	31,8	37,5	18,9	—
Верхоянский хребет (л. Каяндера)						
Сухие	430	—	—	11,6	21,2	67,2
Средневлажные	930	—	3,1	10,2	15,7	71,0
Сырые	360	—	1,7	12,2	23,1	63,0

Для лиственницы Гмелина оно составляет 0,62—0,89, л. Каяндера — 1,03—1,35. Весьма своеобразным оказалось распределение шишек по форме в различных географических пунктах (табл. 34, рис. 24, *а*, см. табл. 13—15). В разных частях ареала лиственницы Гмелина наиболее типичны овальные и яйцевидные шишки. Однако на юге (пос. Бушулей) преобладают широкояйцевидные и шаровидные шишки. Отношение ширины к длине шишек в трех насаждениях составляет 0,88—0,90. Здесь, очевидно, влияют географические факторы и следствие былого контакта с лиственницей Каяндера. В зоне соприкосновения характерно преобладание

Таблица 34

Изменчивость формы шишек у лиственницы в «чистых» популяциях и в зоне совместного произрастания, %

Географический пункт	Форма шишек				
	овальная	яйцевидная	широкояйцевидная	шаровидная	сплюснуто-шаровидная
Л. Гмелина					
ЯАССР, устье р. Мархи	8,0	73,4	17,3	1,3	—
Читинская обл., пос. Бушулей	1,3	14,7	60,0	17,3	6,7
Переходные формы в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера					
ЯАССР, г. Вилюйск	—	13,8	41,2	26,2	18,8
Амурская обл.:					
пос. Бам	—	2,9	32,9	42,9	21,3
пос. Ушумун	—	3,0	25,0	20,0	50,0
Л. Каяндера					
ЯАССР, пос. Мастах	—	1,0	10,0	11,0	78,0
Амурская обл., низовья р. Зеи	—	—	—	21,4	78,6

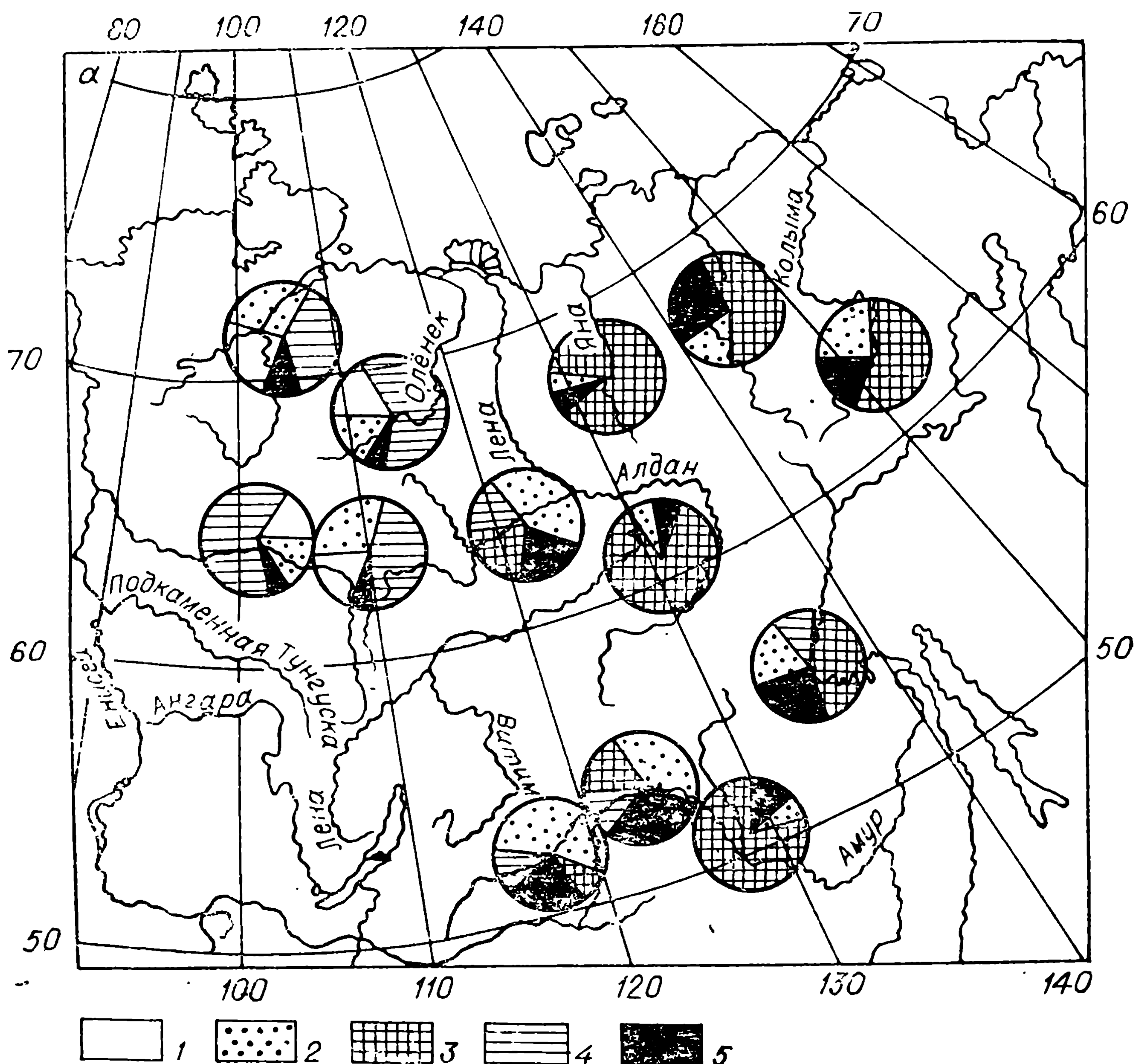


Рис. 24. Спектры изменчивости формы шишек (*а*), семенных чешуй (*б*) и верхнего края чешуй (*в*) у шишек лиственницы в разных частях ареалов.

а: *1* — овальная, *2* — широкояйцевидная, *3* — сплюснуто-шаровидная, *4* — яйцевидная, *5* — шаровидная; б: *1* — ложковидная, *2* — прямая, *3* — переходная, *4* — деформированная, *5* — отвороченная наружу; в: *1* — округлая, *2* — зазубренная, *3* — прямосрезанная, *4* — слабовыемчатая, *5* — выемчатая.

широкояйцевидных и шаровидных шишек (45,0—74,0%), что не свойственно родительским видам.

Н. В. Дылис [1961] склонен считать, что форма шишек «...едва ли может иметь какое-нибудь самостоятельное филогенетическое значение...» (с. 58), хотя ранее [1947] им была доказана строгая наследуемость ее, несмотря на зависимость от изменчивости других признаков. М. В. Круклис и Л. И. Милютин [1977] пришли к выводу, что форма шишек определяется в основном географическими факторами. Поэтому «... разные виды лиственниц не различаются по форме шишек» (с. 123), произрастая географически близко друг от друга.

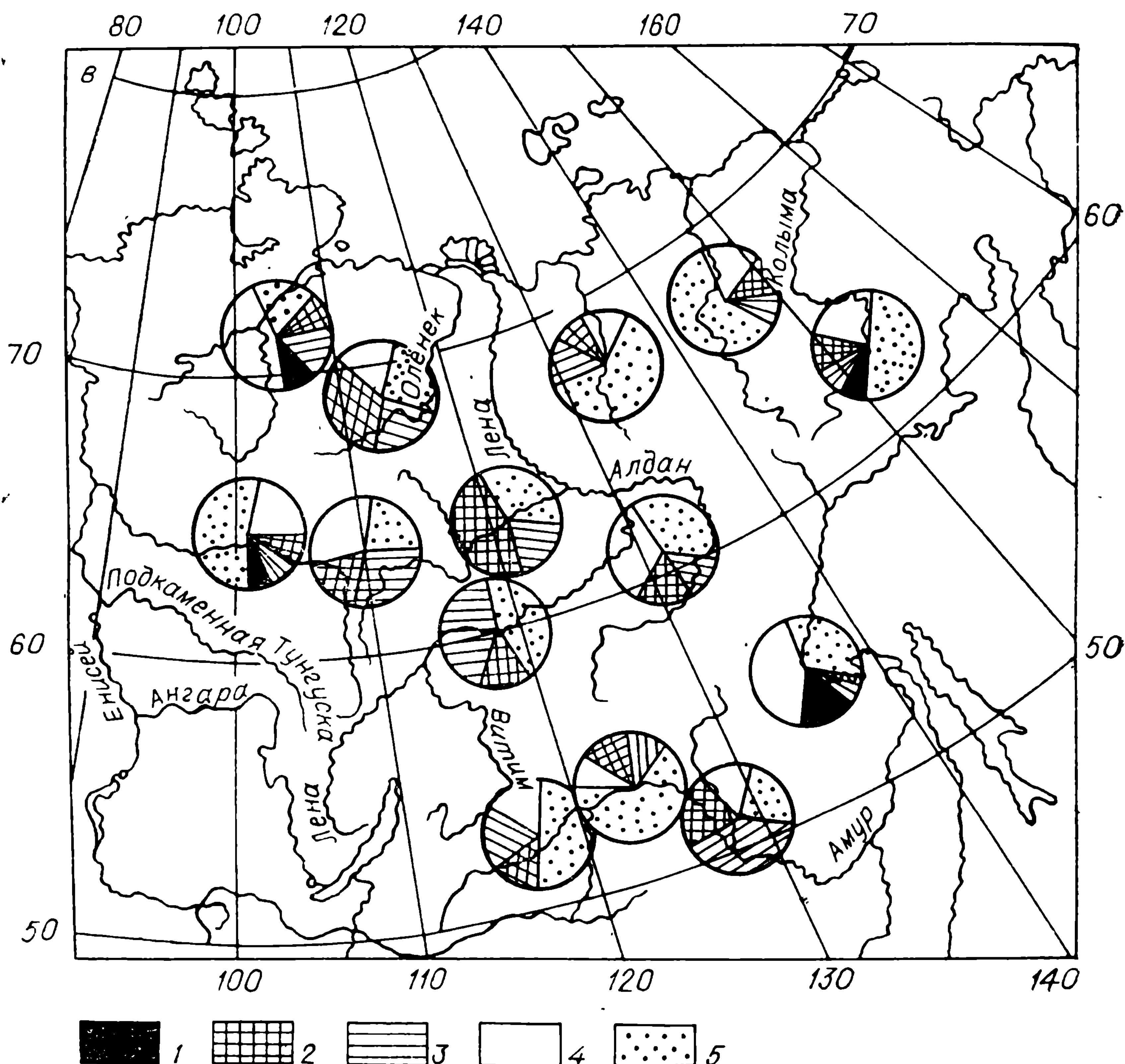
Согласно нашим материалам, это заключение справедливо по отношению к лиственницам Гмелина, Чекановского и сибирской (табл. 35). Лиственница Каяндера резко отличается от других восточно-сибирских видов преобладанием сплюснуто-шаровидных

шишек. В пределах всего многообразия отношение ширины шишек к их длине для лиственницы Гмелина составляет 0,62—0,96, л. Каяндера — 1,03—2,22, в зоне контакта видов — 0,92—1,26, л. Чекановского — 0,74—0,91, л. сибирской — 0,79—0,93.

Таким образом, являясь признаком довольно строго наследуемым, форма шишек имеет определенное таксономическое значение при диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера.

Конфигурация плоскости семенных чешуй

Этот признак нередко рассматривается в систематике отечественных лиственниц [Дылис, 1961, 1981; Бобров, 1972а, 1978; Гуков, 1973; Круклис, Милютин, 1977; и др.]. Обычно принято считать, что лиственнице сибирской и дальневосточным видам свойственны чешуи ложковидные, а л. даурской — прямые. Мы выделили пять групп конфигураций плоскости семенных чешуй у шишек восточно-сибирских лиственниц: 1) ложковидные, 2) переходные (совкообразные), 3) прямые, 4) деформированные (продольно-волнистые), 5) чешуи с отвороченным наружу верхним краем. У каждой отдельной особи конфигурация плоскости се-



менных чешуй варьирует очень мало. Исключением могут быть только особи по окраинам ареалов или в зоне контакта видов. Здесь у части шишек на одном дереве можно наблюдать не только прямые чешуи, но и слегка деформированные или едва заметно отвороченные наружу. Лишь в одной из 92 изученных популяций лиственницы Гмелина (окрестности Туры, Красноярский край) нами была встречена особь с чешуями, сильно отвороченными наружу, шишки которой очень похожи на таковые у л. камчатской. Условия местопроизрастания не влияют на распределение деревьев по указанному признаку (табл. 36, 37). В популяциях обоих видов, как правило, преобладают шишки с прямыми чешуями (72,2—94,4%). Правда, особи, имеющие ложковидные или близкие к ним переходные чешуи, несколько чаще встречаются в популяциях лиственницы Каяндера. Тем не менее независимо от географического распространения (см. рис. 24, *б*, табл. 38) для обоих видов свойственно преобладание шишек с прямыми чешуями. Эта закономерность нарушается вблизи западной границы ареала лиственницы Гмелина и в зоне контакта лиственницы Каяндера с дальневосточными видами. Так, на севере Иркутской области и в низовьях р. Нижней Тунгуски, и на Таймыре (р. Котуй)

Таблица 35

Изменчивость формы шишек у лиственниц Восточной Сибири

Вид	Изучено шишек, шт.	Форма шишек				
		овальная	яйцевидная	широкояйцевидная	шаровидная	сплюснуто-шаровидная
Л. Гмелина	5900	794/13,4	2620/44,5	1793/30,4	593/10,0	100/1,7
Л. Каяндера	6080		59/0,9	774/12,7	1150/18,9	4104/67,5
Переходные формы в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера	1610	49/3,1	229/14,2	444/27,6	381/23,7	503/31,4
Л. Чекановского	2215	148/6,7	1158/52,2	785/35,5	114/5,2	10/0,4
Л. сибирская	575	22/3,8	229/39,8	252/43,9	54/9,4	18/3,1

Примечание. Здесь и далее: в числителе — штук, в знаменателе—процент.

Таблица 36

Примеры популяционной изменчивости конфигураций плоскости чешуй у шишек лиственницы в зависимости от условий местопроизрастания, %

Тип лиственничного леса	Номер образца	Конфигурация плоскости чешуй		
		переходная	прямая	деформированная
Западная Якутия (л. Гмелина)				
Бруснично-толокнянковый	1	8,8	86,8	4,4
Лишайниково-толокнянковый	3	4,0	94,0	2,0
Багульниково-брусничный	15	5,0	95,0	—
Ольховниково-брусничный	17		100,0	—
Бруснично-багульниковый моховой	10		100,0	
Верхоянский хребет (л. Каяндера)				
Лишайниково-брусничный	104		96,7	3,3
Бруснично-толокнянковый	107	7,8	83,3	8,9
Ольховниково-брусничный	109	7,0	84,0	9,0
Брусничный	101	3,0	95,0	2,0
Бруснично-багульниковый моховой	115	9,0	86,0	5,0

Таблица 37

Изменчивость конфигураций плоскости чешуй у шишек лиственницы в однородных популяциях, %

Условия местопроизрастания	Изучено шишек, шт.	Конфигурация плоскости чешуй				
		ложковидная	переходная	прямая	деформированная	отвороченная наружу
Западная Якутия (л. Гмелина)						
Сухие	465	—	3,9	94,4	1,7	—
Средневлажные	920	—	6,2	92,4	0,1	1,3
Сырые	280	—	3,9	94,3	1,8	—
Верхоянский хребет (л. Каяндера)						
Сухие	430	—	4,1	88,0	7,9	—
Средневлажные	930	2,8	9,2	81,6	6,1	0,3
Сырые	360	—	22,8	72,2	5,0	—

Таблица 38

Изменчивость конфигурации плоскости чешуй в шишках у лиственниц Восточной Сибири

Вид	Изучено шишек, шт.	Конфигурация плоскости чешуй				
		ложковидная	переходная	прямая	деформированная	отвороченная наружу
Л. Гмелина	5825	66/1,1	355/6,1	5279/90,7	96/1,6	29/0,5
Л. Каяндера	6145	210/3,4	1481/24,1	4343/70,8	108/1,7	3/—
Переходные формы в зоне контакта лиственниц Гмелина и Каяндера	4220	39/0,9	842/20,0	3189/75,6	142/3,4	8/0,1
Л. Чекановского	3415	2184/63,8	886/25,9	289/8,6	46/1,4	10/0,3
Л. сибирская	575	575/100,0	—	—	—	—

в отдельных популяциях число шишек с ложковидными чешуями составляло 3,3—11,4%, с переходными — 1,7—18,3 (в одной популяции 41,7%), с деформированными — 1,6—18,4%. В Магаданской области, где контактируют лиственницы Каяндера и камчатская (окрестности г. Магадана, Снежная долина, пос. Сокол), в восьми изученных популяциях на долю шишек с прямыми чешуями приходится 0—17,3%, с переходными — 27,8—66,7, с ложковидными — 24,0—50,0 и с деформированными — 1,6%. Своеобразное явление наблюдается и в низовьях р. Зеи. В пяти популяциях ложковидные чешуи имеют 2,9% шишек, переходные —

25,0 и прямые — 72,1%. Это также свидетельствует о былом контакте лиственницы Каяндера с собственно дальневосточными видами, для которых характерны ложковидные чешуи [Дылис, 1961; Колесников, 1964; Гуков, 1973; и др.]. При сравнении изучаемых лиственниц с другими восточно-сибирскими видами (см. табл. 38), видно, что менее полиморфной является лиственница сибирская, в 12 ее популяциях у восточной окраины ареала нами учтены шишки только с ложковидными чешуями. У лиственницы Гмелина доминируют особи с прямыми чешуями. В популяциях лиственницы Каяндера и в зоне их совместного произрастания значительная часть шишек имеет переходные (совкообразные) чешуи, однако преобладают также прямые. Значительным полиморфизмом отличается и гибридная лиственница Чекановского.

Следовательно, при изучении природных популяций лиственниц Гмелина и Каяндера конфигурация плоскости семенных чешуй не может иметь самостоятельного таксономического значения. Это связано с большой общностью в относительном распределении особей по данному признаку, хотя он и не зависит от условий внешней среды.

ФОРМА ВЕРХНЕГО КРАЯ СЕМЕННЫХ ЧЕШУЙ

В систематике лиственниц этот качественный признак используется уже более 130 лет. Ф. И. Рупрехт рассматривал его как главную морфологическую особенность описанной им первоначально *Abies gmelinii*. В дендрологических описаниях видов и форм по очертанию верхнего края выделяют чешуи округлые, прямосрезанные, выемчатые и реже зазубренные. В ходе обработки и анализа материалов, собранных в разных районах Восточной Сибири, мы выделили еще группу слабовыемчатых чешуй, как это было сделано М. В. Круклис и Л. И. Милютиным [1977].

Установлено, что для каждой особи обычно характерен какой-либо один тип чешуй, реже два близких (табл. 39). В популяциях лиственниц Гмелина и Каяндера чаще приходится наблюдать чешуи с выемчатым или слабовыемчатым верхним краем. Причем никаких закономерностей в пространственном размещении деревьев в любом насаждении не подмечено. Прослеживая изменчивость признака от дерева к дереву, можно наблюдать в равных экологических условиях как рядом растут особи, имеющие прямосрезанные, зазубренные или в разной степени выемчатые чешуи. Иногда у основания шишек чешуи бывают выемчатыми, а срединные — прямосрезанными или зазубренными, поэтому при распределении деревьев в популяции признак оценивался только по центральным чешуям.

Изменчивость очертания верхнего края чешуй у лиственниц не определяется условиями местопроизрастания (табл. 40, 41). Как в отдельных типах леса, так и по группам типов в обследованных географических районах у обоих видов преобладают выемчатые и реже встречаются особи с прямосрезанным или зазубренным

Таблица 39

Примеры эндогенной изменчивости формы верхнего края чешуй в шишках у лиственницы в разных географических районах, %

Район исследований	Изучено шишек, шт.	Форма верхнего края чешуй				
		округлая	прямосрезанная	зазубренная	слабовыемчатая	выемчатая
Л. Гмелина						
ЯАССР:						
Мирнинский р-н	100	—	100,0	—	—	—
Сунтарский р-н	90	—	—	—	—	100,0
Ленинский р-н	100	—	—	—	15,0	85,0
Читинская обл., Могочинский р-н	70	—	—	—	—	100,0
Л. Каяндера						
ЯАССР, Кобяйский р-н	80	—	—	—	7,5	92,5
	80	—	—	—	17,5	82,5
Магаданская обл., Среднеканский р-н	60	—	—	—	—	100,0
Амурская обл., Свободненский р-н	50	—	86,0	—	14,0	—

Таблица 40

Пример зависимости популяционной изменчивости формы верхнего края чешуй в шишках у лиственницы от условий местопроизрастания, %

Тип лиственничного леса	Номер образца	Форма верхнего края чешуй				
		округлая	прямосрезанная	зазубренная	слабовыемчатая	выемчатая
Западная Якутия (л. Гмелина)						
Бруснично-толокнянковый	1	—	22,2	16,7	11,1	50,0
Лишайниково-толокнянковый	3	—	25,0	18,0	10,0	47,0
Багульниково-брусничный	15	—	10,0	43,7	8,8	37,5
Ольховниково-брусничный	17	—	15,0	23,0	12,0	50,0
Бруснично-багульниковый моховой	10	—	2,5	22,5	15,0	60,0
Верхоянский хребет (л. Каяндера)						
Лишайниково-брусничный	104	—	11,1	18,9	5,6	64,4
Бруснично-толокнянковый	107	—	5,6	7,8	—	86,4
Ольховниково-брусничный	109	3,0	6,0	24,0	—	67,0
Брусничный	101	—	7,0	27,0	6,0	60,0
Бруснично-багульниковый моховой	115	—	9,0	43,0	—	48,0

Более полиморфны по опушенности чешуй лиственницы сибирской и Чекановского. В популяциях этих видов в разном соотношении встречаются шишки с густым рыжим опушением чешуй или едва заметным у основания с различным сочетанием вариантов перехода. Следует подчеркнуть, что для лиственницы сибирской типично сильное и среднее (до 40% поверхности чешуй) опушение, а для л. Чекановского — среднее и слабое (до 20%). Из 27 изученных популяций этого гибридного комплекса в четырех отмечено присутствие особей без признаков опушения.

Таким образом, для лиственниц Гмелина и Каяндера не свойственно опушение семенных чешуй и этот признак не имеет диагностической ценности при их сравнительной характеристике в природной обстановке.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ

ОКРАСКА МОЛОДЫХ ПОБЕГОВ

Различия в пигментации молодых побегов (одногодичных) у лиственниц нередко используются в дендрологических описаниях [Колесников, 1946; Дылис, 1961, 1981; Бобров, 1972а; Круклис, Милютин, 1977; и др.]. Обстоятельные исследования изменчивости этого признака проведены Н. В. Дылисом [1961], в результате чего установлены его строгая наследуемость и определенная географическая дифференциация, свидетельствующие о наличии видоспецифичности.

Учитывая имеющиеся литературные сведения о том, что в континентальных районах Восточной Сибири доминируют лиственницы со светлоокрашенными побегами, мы осуществили на популяционном уровне сравнительную оценку полиморфизма на небольшом материале из разных частей ареалов. При этом отметим, что дополнительно изученные нами гербарные образцы из 140 географических пунктов подтверждают справедливость сделанного Н. В. Дылисом [1961] вывода. Окраска молодых побегов оценивалась по шкале А. С. Бондарцева [1954] с выделением четырех основных цветовых градиентов. Всевозможные переходные варианты пигментации мы относили к какому-либо наиболее близкому типу.

Окраска молодых побегов на любом дереве почти не варьирует и характеризуется определенным цветом с едва уловимыми отклонениями.

В однородных популяциях зависимости от размеров и местоположения деревьев также не установлено. Обычно преобладают два, реже три цветовых градиента. Например, на севере Иркутской области в четырех насаждениях, представленных лиственничниками багульниково-брусничным и бруснично-багульниковым моховым, 53,0% побегов имеют желтовато-охристую окраску,

Таблица 43

Изменчивость окраски молодых (одногодичных) побегов у лиственниц Гмелина и Каяндера

Вид	Изучено побегов, шт.	Желтовато-охристая	Охристая	Желтовато-бурая	Бурая
Л. Гмелина	1466	280 / 19,0	570 / 39,0	424 / 29,0	192 / 13,0
Л. Каяндера	1320	293 / 22,2	424 / 32,0	323 / 24,0	280 / 21,2

34,0 — охристую и только 13,0% — желтовато-бурую. Преобладание светлых побегов (80,0—100,0%) наблюдается также в популяциях лиственницы Каяндера на западном макросклоне Верхоянского хребта и в низовьях р. Зеи. Существенно отличается наличием побегов с темной пигментацией лиственница в Магаданской области, вблизи побережья Охотского моря. В окрестностях г. Магадана и пос. Сокол 60,0—80,0% побегов имеют бурую или красновато-бурую окраску и лишь 20,0—40,0% — желтовато-бурую. По нашему мнению, такая встречаемость деревьев с темной окраской молодых приростов, свойственной дальневосточным лиственницам, есть ничто иное, как подтверждение предположения Е. Г. Боброва [1972] о контакте лиственниц Каяндера и камчатской «...на побережье Охотского моря, в районе Аяна и, может быть, даже южнее...» (с. 70).

В целом же лиственницы Гмелина и Каяндера трудно отличимы по этому признаку (табл. 43) из-за значительного сходства в относительном распределении особей.

Для обоих видов характерно преобладание побегов светлой пигментации независимо от условий местопроизрастания и географического распространения. Однако значительная доля приходится и на побеги более темной окраски, что несвойственно, судя по данным М. В. Круклис и Л. И. Милютина [1977], лиственнице сибирской. Таким образом, на основе литературных данных и по полученным нами результатам можно заключить, что по этому признаку изучаемые виды отличаются от сибирской и дальневосточных лиственниц.

Опушенность молодых побегов

Единого мнения относительно диагностической ценности такого признака одногодичных побегов в литературе нет. Одни исследователи придают ему самостоятельное значение [Сукачев, 1924], другие считают, что для этого нет достаточных оснований [Дылис, 1961], хотя при изучении формового разнообразия учитывать его все-таки следует, а третьи вообще отрицают [Аболин, 1929].

Таблица 44

Встречаемость деревьев с побегами различной опушенности в популяциях лиственниц Гмелина и Каяндера

Вид	Изучено побегов, шт.	Голые	Редкая у основания (до 25 % поверхности)	Значительная (до 70 % поверхности)	Густое опушение (до 90 %)	Войлочное опушение
Л. Гмелина	1466	832 / 56,8	278 / 19,0	211 / 14,4	145 / 9,8	—
Л. Каяндера	1320	820 / 62,0	260 / 19,7	175 / 13,3	65 / 5,0	—

По нашим данным, у отдельных особей опушенность побегов стабильна. Они могут быть голые, иметь редкое рассеянное по поверхности опушение, значительное или густое. Войлочного опушения молодых приростов в природных популяциях лиственниц Гмелина и Каяндера мы не наблюдали. Какой-либо определенной зависимости в изменчивости признака от условий местопроизрастания установить не удалось. В любом насаждении встречаются в разном соотношении деревья с голыми и опушенными побегами.

При изучении гербарных образцов, собранных исследователями в разных районах Восточной Сибири и хранящихся в гербариях Института леса и древесины СО АН СССР им. В. И. Сукачева, Института биологии ЯФ СО АН СССР и Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР, установлено, что существенных различий во встречаемости деревьев с побегами разной степени опушения нет. Как видно из обобщенных данных (табл. 44), обеим лиственницам присуще преобладание голых или слабоопушенных побегов. Примечательно, что в Магаданской области, где было изучено по этому признаку четыре популяции лиственницы, доминируют деревья с неопушенными приростами (80,0—90,0%), в то время как в Центральной Якутии на долю их приходится 4,3—38,9%. Тем не менее приведенные материалы иллюстрируют значительное сходство изучаемых видов по характеру опушения побегов, что, естественно, затрудняет использование признака при диагностике изучаемых лиственниц.

ДЛИНА ХВОИ

Морфологические особенности ассимиляционного аппарата широко используются при диагностике многих видов древесной растительности. По мнению В. Н. Сукачева [1924], «Длина листьев варьирует хотя значительно, но, по-видимому, могла бы служить хорошим диагностическим признаком» и для лиственниц (с. 22). Однако до недавнего времени такие сведения в литературе почти не встречались. Общие данные о длине хвои и числе хвоинок в пучке как видовых признаках приводит для различных видов лиственниц О. Г. Каппер [1954].

В последние годы появились публикации о морфологических и анатомических особенностях хвои лиственницы в географических культурах [Надеждин, 1971; Хасанов, 1973; Хасанов, Пугач, 1974]. Не оспаривая значимости полученных авторами данных, следует все же заметить, что они не могут служить для оценки изменчивости признаков в естественных популяциях.

Впервые полиморфизм хвои в природной обстановке изучен Л. И. Милютиным и М. В. Круклис [1968], в результате чего для отдельных районов Забайкалья и Среднесибирского плоскогорья установлена ее видовая специфика.

Сравнительное исследование морфологической изменчивости хвои мы проводили в разных географических пунктах Восточной Сибири в период, когда фактически завершался сезонный рост хвои [Баценко и др., 1964; Чугунова, 1978]. Образцы собирали в наиболее распространенных типах лиственничных лесов, сформировавшихся на сухих, средневлажных и мокрых почвах. Это позволило в дальнейшем сравнить полученные результаты как в пределах небольших районов, так и в более широком географическом масштабе.

Для оценки эндогенной, а затем и популяционной изменчивости образцы хвои брали, как правило, с десяти деревьев в каждой популяции. При этом учитывалось, что длина хвои изменяется как в различных частях кроны, так и на побегах разного возраста [Правдин, 1964; Круклис, Милютин, 1977], поэтому во всех случаях модельные ветви срезались в юго-восточном секторе средней части кроны, а пучки хвои — с побегами третьего года жизни. Для замеров брали не менее 10 пучков, в том числе по два—три с самой короткой и с самой длинной хвоей и четыре—пять — с хвоей средней длины. Это позволило в значительной степени исключить случайные ошибки и получить в конечном итоге репрезентативный материал. Длину замеряли в натуре при помощи круговой палетки с одновременным подсчетом числа хвоинок в пучке. Всего в 29 популяциях из 14 географических пунктов изучено 2840 пучков и измерено свыше 60 тыс. хвоинок.

Установлено, что эндогенная изменчивость длины хвои у восточно-сибирских лиственниц весьма значительна (рис. 25). Так, в популяциях лиственницы Гмелина средняя длина хвои варьирует от 11,2 до 21,9 мм (лимиты 4—23 мм); для л. Каяндера пределы колебаний составляют 14,2—23,1 (6—23); л. Чекановского — 17,6—27,5 (6—37); л. сибирской — 26,3—31,0 мм (14—47 мм). Причем в любой популяции, прослеживая изменчивость признака от дерева к дереву (табл. 45), можно наблюдать существенные изменения средних показателей. Как мы уже отмечали [Абаимов, 1977], различия между средними значениями длины хвои у отдельных особей в популяциях обычно в 60,0—80,0% случаях статистически достоверны. Амплитуда эндогенной изменчивости признака у восточно-сибирских лиственниц примерно одинакова (л. Гмелина — 17,6—31,3%; л. Каяндера — 13,1—31,5; л. Чекановского — 16,9—31,8; л. сибирская — 16,8—26,6%) и характеризуется главным образом средним и повышенным уровнями.

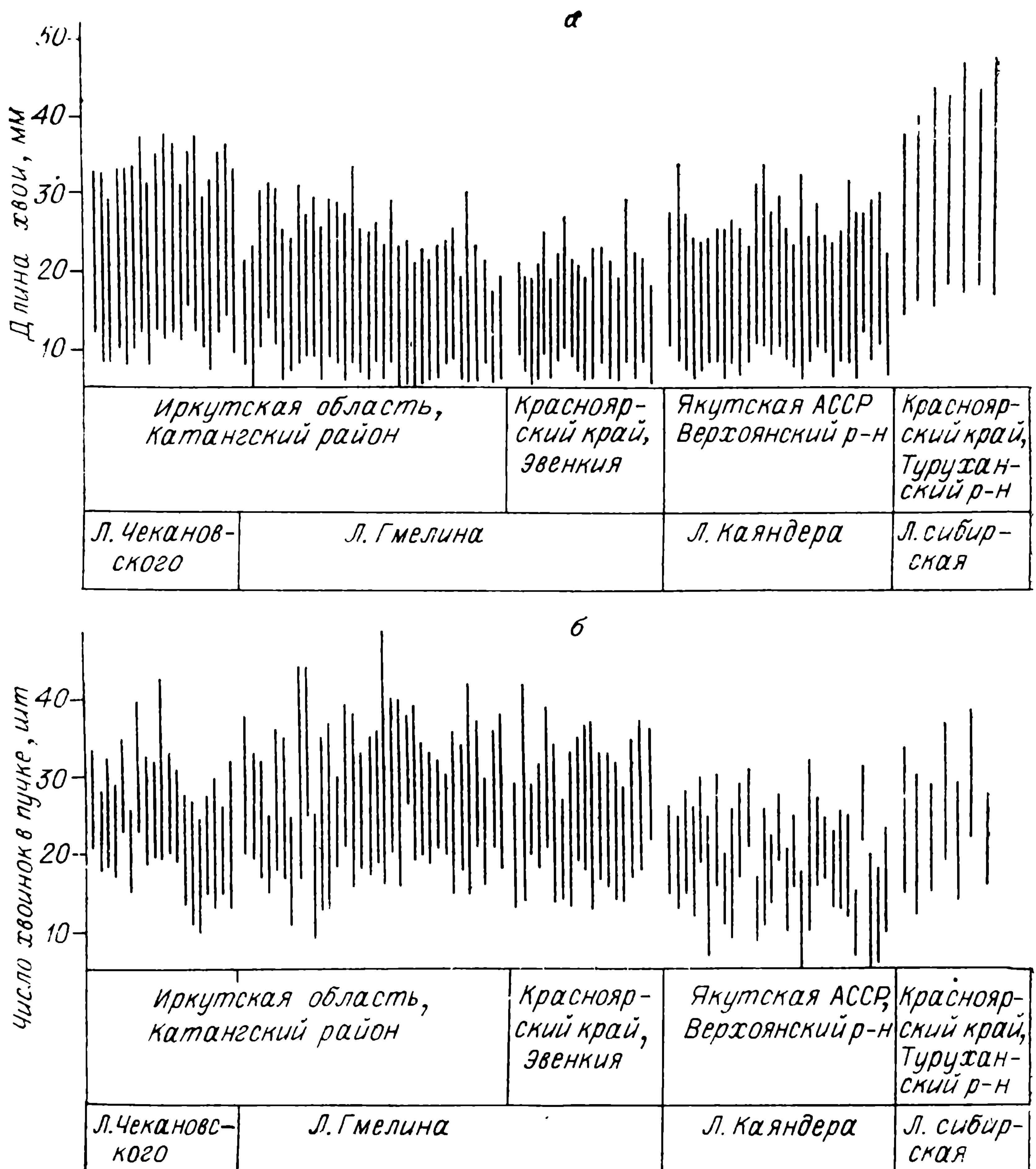


Рис. 25. **Примеры эндогенной изменчивости длины хвои и числа хвоинок в пучке у лиственницы в различных районах Восточной Сибири (наблюдения 1977 г.).**

а — **длина;** *б* — **число хвоинок в пучке.**

При рассмотрении популяционной изменчивости длины хвои на примере двух вегетационных периодов в разных частях ареалов (табл. 46, 47) следует, что в каждом географическом пункте наблюдается значительное варьирование признака по типам леса. Так, в верхнем течении р. Вилюй, в насаждениях, близких по условиям местопроизрастания (лиственничники бруснично-толокнянковый и лишайниково-толокнянковый), различия между средними значениями (образцы 1,2) статистически достоверны (t = = 12,4). В то же время в лиственничниках ольховниково-брусничном и бруснично-голубичном моховом (образцы 4,5) разница оказалась несущественной (t = 2,97). Наиболее отчетливо прослежи-

Таблица 45

Пример эндогенной изменчивости длины хвои у лиственниц

Номер модельного дерева	Измерено хвоинок, шт.	Длина хвои	$M \pm m$	σ	*P*	*C*
		мм			%	
Л. Гмелина (Западная Якутия, лиственничник багульниково-брусничный, образец № 3, наблюдения 1976 г.)						
1	250	6—23	13,4±0,25	4,0	1,9	29,9
2	308	4—25	16,1±0,16	4,9	1,0	30,3
3	245	4—19	12,4±0,19	3,0	1,5	24,6
4	267	4—23	13,7±0,24	4,0	1,8	29,1
5	302	6—23	13,7±0,19	3,3	1,4	24,4
6	262	8—25	16,1±0,21	3,4	1,3	21,2
7	319	4—21	13,0±0,16	3,0	1,3	22,8
8	255	8—27	15,8±0,29	4,6	1,8	29,0
9	264	8—23	13,8±0,22	3,1	1,5	22,5
10	326	4—23	15,9±0,22	4,0	1,4	24,9
Л. Каяндера (Верхоянский хребет, лиственничник ольховниково-брусничный, образец № 11, наблюдения 1976 г.)						
1	175	8—27	16,6±0,31	4,2	1,9	25,0
2	176	8—27	17,2±0,35	4,7	2,1	27,6
3	194	10—33	22,3±0,35	5,9	1,6	26,8
4	206	6—23	13,8±0,23	3,3	1,7	24,2
5	205	6—27	16,7±0,31	4,5	1,9	26,8
6	165	6—27	16,2±0,40	5,1	2,5	31,5
7	214	6—25	15,6±0,27	4,0	1,8	25,6
8	192	6—21	14,5±0,26	3,6	1,8	25,0
9	173	8—25	17,2±0,27	3,6	1,6	21,0
10	246	8—27	18,0±0,29	4,6	1,6	25,6

вается зависимость длины хвои от условий местопроизрастания в популяциях лиственницы Каяндера на западном макросклоне Верхоянского хребта, напротив устья р. Вилюй (образцы 10—12). Различия между средними значениями признака в лиственничниках, сформировавшихся на сухих, средневлажных и мокрых почвах, статистически достоверны (t = 13,3—31,6). В среднем течении р. Яны (образцы 23—25) в насаждениях, близких по условиям местопроизрастания (см. табл. 47), критерий существенности различий также больше трех (t = 3,7—7,8). Существенны различия в длине хвои и у лиственницы Гмелина на севере Иркутской области, за исключением образцов 18—19 (t = 1,78). Интересно отметить, в географических пунктах, удаленных друг от друга более чем на 24° по долготе (образцы 16 и 23), средняя длина хвои у лиственниц Гмелина и Каяндера оказалась практически одинаковой (t = 1,56).

Приведенные материалы позволяют заключить, что этот структурный признак в значительной степени зависит от почвенно-грунтовых и климатических факторов.

Минимальная длина хвои наблюдается у лиственницы Гмелина

Таблица 46

Изменчивость длины хвои у лиственницы в бассейне р. Вилюй (ЯАССР)

Район исследований	Тип лиственничного леса	Номер образца	Измерено хвоинок, шт.	Длина хвои, мм	$M \pm m$, мм	C, %
Мирнинский р-н, верхнее течение	Бруснично-толокнянковый	1	3519	6—27	14,5±0,01	22,9
	Лишайниково-толокнянковый	2	1454	4—27	13,0±0,12	36,6
	Багульниково-брусничный	3	2462	4—27	14,3±0,04	28,4
	Ольховниково-брусничный	4	1843	4—33	15,5±0,11	31,3
	Бруснично-голубичный моховой	5	1289	6—27	15,9±0,11	24,6
Сунтарский р-н, среднее течение	Брусничный	6	1360	6—35	18,1±0,15	31,1
	Бруснично-багульниковый моховой	7	1586	4—27	12,9±0,10	30,0
Ленинский р-н, среднее течение	Бруснично-толокнянковый	8	1698	6—31	15,3±0,11	28,8
	Багульниково-брусничный	9	1598	6—29	15,2±0,11	27,0
Кобяйский р-н, правобережье р. Лены, напротив устья р. Вилюй	Бруснично-лишайниковый	10	1944	4—29	15,0±0,10	31,0
	Ольховниково-брусничный	11	1946	6—33	18,0±0,12	30,7
	Бруснично-багульниковый моховой	12	2274	4—29	13,1±0,10	38,5

Таблица 47

Изменчивость длины хвои у лиственницы в различных районах Восточной Сибири (наблюдения 1977 г.)

Район исследований	Тип лиственничного леса	Номер образца хвои	Измерено хвоинок, шт.	Длина хвои, мм	$M \pm m$, мм	C, %
	Л. Чекановского					
Иркутская обл ,	Бруснично-зеленомошный	13	2620	8—37	22,6±0,11	24,8
Катангский р-н , окрестности с. Преображенка	Брусничный	14	2124	6—37	21,6±0,13	28,5
	Л. Гмелина					
Иркутская обл., Катангский р-н: окрестности с. Ербогачен	Багульниково-брусничный	15	2414	6—31	16,8±0,10	29,8
	Ольховниково-брусничный	16	2716	6—33	17,2±0,09	27,4
	Бруснично-багульниковый моховой	17	2739	6—31	14,9±0,08	26,9
окрестности с. Наканно	Багульниково-брусничный	18	2740	4—23	12,7±0,06	25,2
	Бруснично-багульниковый моховой	19	2899	4—27	12,8±0,06	27,0
Красноярский край: среднее течение р. Нижней Тунгуски, окрестности с. Юкты	Багульниково-брусничный	20	2421	6—31	14,5±0,08	27,5
окрестности с. Туры	Ольховниково-брусничный	21	2477	4—25	13,5±0,07	25,6
	Л. сибирская					
Красноярский край, окрестности с. Туруханска	Черничный	22	1673	14—47	29,8±0,15	20,4
	Л. Каяндера					
ЯАССР, Верхоянский р-н, окрестности с. Батагай	Багульниково-брусничный	23	2032	6—33	17,4±0,09	22,8
	Брусничный	24	1917	6—33	18,5±0,11	25,4
	Багульниково-брусничный	25	1775	6—33	17,9±0,10	24,5

в среднем течении р. Нижней Тунгуски, максимальная — у л. сибирской. У лиственниц Каяндера и Чекановского значения признака занимают промежуточное положение.

На уровне популяций независимо от географического распространения и видовой принадлежности изменчивость длины хвои характеризуется средним и повышенным уровнями (в ряде случаев и высоким), о чем свидетельствуют значения коэффициентов вариации ($C = 20{,}4-38{,}6\%$).

Итак, установлена определенная видовая специфика признака. Однако зависимость длины хвои от факторов внешней среды затрудняет широкое использование ее в диагностических целях. Наличие в различных географических пунктах особей лиственницы с короткой и длинной хвоей свидетельствует о возможности выделения соответствующих форм в популяциях изучаемых видов.

Число хвоинок в пучке

Этот признак отличает лиственницу от других хвойных, однако долгое время он не рассматривался при изучении изменчивости. В дендрологических описаниях обычно приводятся только общие сведения [Каппер, 1954; Дылис, 1961; и др.], не позволяющие уверенно судить о видовых особенностях. М. В. Круклис и Л. И. Милютин [1977] считают, что «...большее число хвоинок является прогрессивным с эволюционной точки зрения признаком» (с. 140—141). Исследуя полиморфизм лиственниц сибирской, Чекановского и даурской (Гмелина), они пришли к заключению о наличии видоспецифичности числа хвоинок в пучке в зоне контакта.

Пределы колебаний абсолютных значений эндогенной изменчивости (см. рис. 25, *а*) весьма значительны у каждой особи, как и длина хвои. К примеру, у лиственницы Гмелина в экологически однородной популяции для одних особей лимиты признака составляют 18—24, а для других — 13—42 хвоинок. Чаще же они варьируют от 17 до 35 шт. Меньшие пределы установлены для лиственницы Каяндера, хотя и здесь для отдельных деревьев характерен высокий уровень изменчивости. Тем не менее прослеживается определенная видоспецифичность (см. рис. 25, *а*).

По наблюдениям двух вегетационных периодов (табл. 48, 49), популяционная изменчивость характеризуется чаще повышенным уровнем. У разных видов лиственницы значения коэффициентов вариации изменяются от 20,0 до 35,1%.

Какой-либо зависимости от местопроизрастания лиственничных насаждений не установлено. Так, на западе Якутии средние значения числа хвоинок в пучке варьируют в различных типах леса от 27,6 до 32,8 шт. Аналогичен характер изменения признака и в других географических пунктах. Расчет значений коэффициентов достоверности различий для всех исследованных образцов в бассейне р. Вилюй показал, что более чем в 80% случаев

Таблица 48

Изменчивость числа хвоинок в пучке у лиственницы в различных географических пунктах бассейна р. Вилюй (ЯССР) (по наблюдениям 1976 г.)*

Район исследования	Номер образца	Число хвоинок в пучке, шт.	$M \pm m$, шт.	C, %
Л. Гмелина				
Мирнинский р-н, верхнее течение	1	16—58	32,8±0,85	27,2
	2	13—49	29,2±0,90	23,2
	3	18—42	27,8±0,69	23,6
	4	11—50	30,2±1,08	27,6
	5	11—49	27,6±1,13	29,2
Сунтарский р-н, среднее течение	6	12—51	28,0±1,09	28,0
	7	15—54	32,2±1,08	23,8
Ленинский р-н ЯАССР, среднее течение	8	16—51	34,4±1,38	28,6
	9	17—51	31,5±1,31	29,7
Л. Каяндера				
Кобяйский р-н, правобережье р. Лены, напротив устья р. Вилюй	10	12—43	28,4±0,91	26,8
	11	13—56	27,8±1,15	35,1
	12	14—59	32,4±1,24	32,2

* Типы леса см. в табл. 46.

различия статистически недостоверны. Средние показатели числа хвоинок в пучке, вычисленные для трех географических районов, удаленных друг от друга на 8—9° по долготе (верхнее, среднее течение р. Вилюй и правобережье р. Лены), составили соответственно 29,8±0,42; 31,4±0,68 и 29,0±0,62 шт. Разница между ними также несущественна ($t = 1{,}13—2{,}61$). Несколько иные результаты получены при анализе материалов вегетационного периода 1977 г.(см. табл. 49). На популяционном уровне различия между средними значениями признака у лиственниц Гмелина и Каяндера всюду существенны ($t = 6{,}07—11{,}65$), что свидетельствует о видовых особенностях. В целом значения признака в 16 изученных популяциях лиственницы Гмелина варьируют от 25,5 до 34,4 шт., а в восьми популяциях лиственницы Каяндера от 18,0 до 32,4 шт. Причем только по наблюдениям в 1976 г. на западном макросклоне Верхоянского хребта (Кобяйский р-н) они составили 27,8—32,4 шт. (см. табл. 48). В других же географических районах среднее число хвоинок в пучке у лиственницы Каяндера не превышает 23 шт.

Таким образом, несмотря на то, что полученные результаты, казалось бы, не позволяют с уверенностью говорить о таксономической ценности рассматриваемого признака, все-таки очевидно, что большее среднее число хвоинок в пучке присуще лиственнице

Таблица 49

Изменчивость числа хвоинок в пучке у лиственницы в различных типах леса и географических районах Восточной Сибири (по наблюдениям 1977 г.)

Район исследований	Номер образца	Число хвоинок в пучке, шт.	$M \pm m$, шт.	C, %
Л. Чекановского				
Иркутская обл., окрестности с. Преображенка	13	15—43	26,4±0,53	20,0
	14	11—33	21,3±0,49	23,3
Л. Гмелина				
Иркутская обл.	15	9—43	24,7±0,64	25,8
окрестности с. Ербогачен	16	13—47	27,1±0,72	26,5
	17	15—42	27,3±0,61	22,2
окрестности с. Накано	18	14—43	27,4±0,63	23,1
Красноярский край	19	15—49	28,5±0,57	20,0
окрестности пос. Юкты	20	13—42	24,5±0,62	25,2
окрестности с. Туры	21	13—37	24,8±0,57	23,1
Л. сибирская				
Красноярский край, окрестности с. Туруханское	22	12—39	24,0±0,66	23,2
Л. Каяндера				
ЯАССР, окрестности с. Батагай	23	7—30	20,3±0,45	22,1
	24	5—32	19,8±0,47	24,0
	25	5—31	18,0±0,60	33,2
Амурская обл., низовья р. Зеи*	29	15—37	23,1±0,46	20,5
Магаданская обл., окрестности с. Сеймчан*	26	9—33	22,6±0,21	20,8

* По наблюдениям 1978 г.

Гмелина, а меньшее — л. Каяндера. Лиственницы сибирская и Чекановского занимают промежуточное положение.

Стабильность вариации в различных популяциях и географических пунктах свидетельствует об устойчивом отношении данного признака к давлению естественного отбора. Число хвоинок в пучке при достаточно обширных наблюдениях может использоваться в качестве дополнительного признака при диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера на уровне природных популяций.

ВЫВОДЫ

Сравнительная оценка полиморфизма изучаемых лиственниц свидетельствует о значительном сходстве целой группы количественных и качественных признаков и наличии параллельных рядов их изменчивости.

Амплитуда эндогенной и популяционной изменчивости зрелых шишек (длина, ширина, число чешуй и степень их отклонения от оси), выражаемая коэффициентами вариации, не отличается видоспецифичностью у всех восточно-сибирских лиственниц и характеризуется в основном низким и средним уровнями. В зоне контакта видов повышенной вариабельности не наблюдается.

Качественные признаки генеративных органов (конфигурация плоскости чешуй, опушенность их, форма верхнего края и форма шишек) проявляют высокую степень независимости от условий внешней среды и определяются генетическими причинами.

При диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера в природной обстановке наиболее надежными признаками являются степень отклонения чешуй от оси, ширина и форма зрелых шишек. Гибридные особи в зоне контакта родительских видов по указанным признакам занимают промежуточное положение. Ширина шишек утрачивает диагностическую ценность лишь при сравнении этих видов с другими восточно-сибирскими лиственницами.

В качестве дополнительных признаков, представляющих определенную диагностическую ценность, при значительном числе наблюдений могут привлекаться длина шишек и число чешуй в них, а также длина хвои и число хвоинок в пучке.

По конфигурации плоскости, форме верхнего края и опушенности семенных чешуй, цвету и опушенности молодых (одногодичных) побегов исследуемые виды проявляют значительное сходство рядов относительного распределения, что ограничивает возможность применения их при диагностировании. Тем не менее эти качественные признаки отличают лиственницы Гмелина и Каяндера от других восточно-сибирских и дальневосточных видов.

Установленное наличие географической зависимости в изменчивости наиболее важных для целей диагностики морфологических признаков дает основание разделить мнение Е. Г. Боброва [1972а, 1978] относительно лиственниц Гмелина и Каяндера и считать их географически и морфологически хорошо обособленными видами. В зоне совместного произрастания они вступают в гибридизацию и образуют полосу переходных форм.

У восточной окраины ареала лиственница Каяндера контактирует с дальневосточными видами, что отражается на характере изменчивости ряда структурных и качественных признаков. Однако как для точного очерчивания границ, так и выявления особенностей взаимоотношений лиственниц в этом регионе необходимо проведение специальных исследований.

Мы не рассматриваем изменчивость ряда морфологических признаков, малая диагностическая ценность которых была установлена ранее другими исследователями [Дылис, 1961; Круклис, Милютин, 1977; и др.]. Не исключено выявление различий в анатомо-морфологическом строении древесины, составе монотерпеновых углеводородов, анатомическом строении хвои, физиологических свойств, а также при дальнейшем кариологическом изучении на более совершенном уровне. Имеющиеся в литературе отры-

вочные сведения трудносопоставимы прежде всего из-за того, что традиционно рассматривается лиственница даурская даже без разделения подчас ее на расы, а районы исследований указываются слишком обще. Несомненно, в будущем необходимо глубокое изучение не только других форм изменчивости (экологической, хронографической, гибридогенной) по группам структурных, функциональных и качественных признаков [Мамаев, 1968, 1972], но и экологических свойств и фитоценотических особенностей лесов, образованных лиственницами Гмелина и Каяндера. Поэтому изложенные материалы по изменчивости морфологических признаков можно рассматривать как первый этап в сравнительном изучении этих восточно-сибирских лиственниц на уровне природных популяций.

Глава 5

ЕСТЕСТВЕННАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ВИДОВ В ЗОНЕ КОНТАКТА АРЕАЛОВ

Естественной гибридизации главных лесообразующих пород посвящено много исследований. Накопились обширные сведения о межвидовых гибридах лиственницы [Дылис, 1947, 1959, 1961; Бобров, 1961, 1972а, б, 1978; Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, 1964, 1965, 1967, 1970а, б, 1974; Милютин, Круклис, 1968; Карпель, 1974; Круклис, Милютин, 1977; и др.], ели [Архангельский, 1962; Правдин, Коропачинский, 1969; Правдин, 1975; и др.], берез [Коропачинский, 1966, 1971; Данченко, 1972; и др.], дуба [Меницкий, 1968; Шутилов, 1968; Лигачев, 1971; и др.] и других древесных пород.

М. Г. Попов [1958] считает, что «...всякий вид в различных местах своего ареала подвергается различным гибридизационным влияниям со стороны других, в первую очередь близких видов, вследствие чего его структура (подвидовая, расовая и т. д.) усложняется, его отношения к другим видам запутываются, чистота признаков стирается и в результате получается та необычно сложная картина взаимоотношений между видами, ...которая препятствует установить строгие границы между видами рода, между разновидностями вида и т. д.» (с. 180).

Это положение, сформулированное еще в 1927 г., сохраняет свою актуальность и находит наглядное подтверждение в наши дни в противоречивости взглядов дендросистематиков, занимающихся изучением рода *Larix*.

Так, Н. В. Дылис [1961] описал в Сибири и на Дальнем Востоке четыре гибридных цикла — лиственницы Чекановского, охотскую, амурскую и Любарского.

Е. Г. Бобров, разделяя мнение Дылиса относительно лиственниц Чекановского и Любарского, считает, что гибрид между *Larix*

gmelinii и *L. kamtschatica* следует называть *L.* × *maritima* Sukacz. Он также высказывает предположение о гибридизации лиственниц Каяндера и камчатской в районе Прибрежного хребта и отрицает принятые Н. В. Дылисом *L.* × *amurensis* B. Kolesn. и *L.* × × *ochotensis* B. Kolens.

С. Я. Соколов, О. А. Связева и В. А. Кубли [1977] для этого региона называют гибридные лиственницы: Чекановского, амурскую, Любарского и охотскую, а приморскую (*L. maritima* Sukacz.) признают за «чистый» вид.

Следует отметить, что гибридное происхождение лиственницы Чекановского, установленное Шафером еще в 1913 г., впоследствии не подвергалось сомнению, в то время как статус других восточносибирских и дальневосточных лиственниц неоднократно пересматривался.

Дискуссионным остается вопрос и об эволюционном значении гибридизации. Одни исследователи [Попов, 1928; Комаров, 1940; Лавренко, 1953; Коропачинский, 1966; Шмальгаузен, 1969; и др.] рассматривают ее как один из путей видообразования в природе, а другие [Бобров, 1961, 1970, 1972а, б, 1978] считают, что гибридизация эволюционно неперспективна, поскольку не создает новых устойчивых линий развития, хотя и приводит к формообразованию.

Естественные гибриды образуются различными путями. Э. Майр [1974] выделяет пять типов гибридизации. Из них наибольший интерес применительно к древесной растительности представляют случаи скрещивания симпатрических видов и аллопатрическая гибридизация, т. е. «...скрещивание двух ранее изолированных популяций в зоне контакта» (с. 245). Согласно выводам Э. Майра [1974], гибридные зоны образуются при вторичном контакте изолятов в том случае, если между ними не успела возникнуть репродуктивная изоляция. При этом «...постоянно существующие гибридные зоны следует рассматривать как зоны контакта между сбалансированными генными комплексами, стабилизированными отбором в период, предшествующий изоляции» [Майр, 1974, с. 251]. Этот тип гибридизации представляет наибольший интерес и для селекции [Круклис, Милютин, 1977] в связи с тем, что в полосе контакта наблюдается скопление разнообразных гибридных форм.

Рассматривая палинологические данные о явлении так называемой интрогрессивной гибридизации, Д. Б. Архангельский [1962] указывает, что впервые в отечественной литературе оно было описано И. Ф. Шмальгаузеном еще в 1874 г., однако наиболее детальная характеристика этого типа гибридизации разработана значительно позже [Бобров, 1944, 1961, 1972а, б, 1974; Anderson, 1949; Bobrov, 1973].

Под интрогрессивной гибридизацией Е. Г. Бобров [1972] понимает явление, «...протекающее в природных условиях, на обширных пространствах, на протяжении тысячелетий, при «встречных» миграциях физиологически совместимых видов и при

наличии свободных экологических ниш» (с. 877). По его мнению, гибридные формы малоустойчивы и с изменением климата поглощаются тем из родителей, для которого оно оказывается наиболее благоприятным.

В процессе интрогрессии гены одного вида проникают в генный комплекс другого.

Исследуя интрогрессивную гибридизацию березы в Тувинской АССР, И. Ю. Коропачинский [1966] выделяет следующие необходимые условия, от которых она зависит: 1) отсутствие географической и экологической разобщенности; 2) фенологическая совместимость, т. е. совпадание сроков цветения; 3) физиологическая совместимость — способность к скрещиванию и образованию жизнеспособного потомства.

Судя по имеющимся в литературе сведениям [Поздняков, 1975; Щербаков, 1975; Круклис, Милютин, 1977; Карпель, Медведева, 1977; и др.], освещающим географию, экологию и фенологию восточно-сибирских лиственниц, необходимые условия гибридизации имеются не только для лиственниц сибирской и Гмелина, но также для лиственниц Гмелина и Каяндера, а, следуя предположению Е. Г. Боброва [1972], и для лиственниц Каяндера и камчатской.

Тем не менее большинство из названных ранее работ, посвященных гибридизации, касается взаимоотношений *L. sibirica* и *L. gmelinii*. И лишь в немногих из них раскрываются вопросы интрогрессии восточно-сибирских видов с дальневосточными [Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978; и др.]. Так, лиственницу амурскую Н. В. Дылис [1961] рассматривает как результат древнего скрещивания *L. dahurica*, *L. maritima* и *L. olgensis*, а охотскую — как следствие гибридизации даурского и курильского видов на местах контакта их современных ареалов.

Е. Г. Бобров [1972] во многом изменил сложившиеся представления не только о видовом составе лиственницы, но и о естественных гибридах. В отличие от других исследователей, *L. maritima* он относит не к «чистому» виду, а к «гибридному комплексу» между *L. gmelinii* и *L. kamtschatica*. Им высказано предположение о контакте последней с лиственницей Каяндера. Учитывая современное географическое распространение этого вида и возможности проникновения в сравнительно недалеком историческом прошлом *L. gmelinii* на восток по долине Амура, можно предположить, что с камчатским видом контактировали обе восточно-сибирские лиственницы. Однако для окончательного выяснения этого необходимы дополнительные исследования.

Лиственницу Любарского Е. Г. Бобров считает тройным гибридом, возникшим от скрещивания *L. gmelinii*, *L. kamtschatica* и *L. olgensis*.

Таким образом, открытыми остаются вопросы взаимоотношения лиственницы в природной обстановке. И связано это в немалой степени с тем, что происходившие еще в плейстоцене и начале голоцена гибридизационные явления, «...дошедшие до нашего времени в своих последействиях, обнаруживаются лишь путем слож-

ных систематико-географических сопоставлений, во всяком случае только косвенным путем» [Попов, 1928, с. 92].

И, наконец, рассмотрим еще один вопрос о том, вступают ли в гибридизацию лиственницы Гмелина и Каяндера в зоне совместного произрастания, обсуждение которого на страницах специальных изданий мы не встречали. Чтобы ответить на него, а затем и приступить к анализу результатов нашего исследования, обратимся к истории их изучения.

Н. В. Дылис [1961] различал в границах ареала лиственницы даурской две географические расы и проводил разграничительную линию между ними примерно по 120—123° в. д., подчеркивая при этом наличие «довольно крутой» смены в пространстве основного расового признака (угла отклонения чешуй от оси зрелой шишки). Считая, что восточная раса сформировалась к концу плейстоцена в исходных популяциях *Larix dahurica* и в процессе дальнейшего расселения «...смешалась с популяциями западной расы», Н. В. Дылис не расценивает вторичный контакт географических изолятов как явление гибридизации.

Оспаривая выводы Дылиса, Е. Г. Бобров [1972] восстановил приоритетные научные названия лиственниц Гмелина и Каяндера и убедительно доказал, что они являются не географическими расами *L. dahurica*, а самостоятельными видами, обособленными морфологически и географически. Однако, характеризуя взаимоотношения восточно-сибирских и дальневосточных видов рода *Larix* в зоне контакта их ареалов, он не обсуждает возможности гибридизации лиственниц Гмелина и Каяндера, хотя и показывает непосредственный контакт между ними на протяжении почти 3 тыс. км. Очевидно, это связано с тем, что, по мнению Е. Г. Боброва [1972], случаи гибридизации «...происходят между видами, генетически не близкими, а относящимися обычно к разным видовым рядам» (с. 81).

Между тем известны и. противоположные суждения [Попов, 1927; Шмальгаузен, 1969; Майр, 1974; и др.]. В частности, Э. Майр [1974] допускает применение термина «интрогрессия» для обозначения «обмена генами между полувидами или видами» (с. 87).

Все, изучавшие историю отечественных видов лиственницы [Сукачев, 1924; Колесников, 1946; Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978; и др.], признают обособление и сохранение отдельных популяций в период максимального оледенения в горах юга Сибири и намечают близкие пути послеледникового расселения их из рефугиумов. Следовательно, становится правомерным высказанное ранее мнение о вторичном контакте географических изолятов в полосе их современного произрастания.

За период изоляции и последующей адаптации к изменяющимся условиям среды лиственницы Гмелина и Каяндера не только приобрели достаточные морфологические различия, но и дифференцировались по ряду эколого-биологических особенностей. К моменту вторичного контакта они еще не выработали безотказно

действующих механизмов репродуктивной изоляции, что благоприятствовало вступлению их в гибридизацию и образованию непрерывного ряда переходных популяций, занимающих около 7% от площади ареалов родительских видов. О наличии гибридных форм убедительно свидетельствуют установленные в результате проведенных нами исследований географические закономерности в изменчивости основных диагностических признаков, по которым лиственницы Гмелина и Каяндера отличаются друг от друга (угол отклонения чешуй, ширина и форма зрелых шишек, отношение ширины шишек к их длине).

Известно [Майр, 1974], что давление естественного отбора в природных популяциях направлено против интрогрессии и на увеличение способности видов справляться с последствиями гибридизации. В то же время гибридные популяции могут сохранять достаточную устойчивость в течение длительного времени, что наглядно проиллюстрировано на примере лиственницы Чекановского [Круклис, Милютин, 1977].

В последние десятилетия разработаны и успешно применяются различные методы изучения изменчивости и анализа состава гибридных популяций древесных растений. Наиболее широко используются методы полиграфического анализа, предложенные Андерсоном [Anderson, 1949] и модифицированные применительно к объектам исследования [Милютин, Круклис, 1968; Коропачинский, 1971; Милютин, 1974; и др.]. В частности, метод гибридных индексов позволил М. В. Круклис и Л. И. Милютину [1977] проследить в ряде районов Восточной Сибири характер и степень развития гибридизационных процессов между лиственницами сибирской и даурской (Гмелина). Этот метод был использован нами при анализе взаимоотношений видов восточно-сибирской лиственницы в нижнем течении р. Нижней Тунгуски на профиле от Туры до Туруханска не только для отображения гибридизационных процессов, но и для уточнения границ ареалов скрещивающихся видов.

В качестве диагностических взяты следующие признаки; средняя длина шишек и число чешуй в них, опушенность, конфигурация плоскости и форма верхнего края семенных чешуй. Типичные признаки родительских видов получили крайние оценки, а гибридных форм — промежуточные. Суммарная теоретическая оценка гибридного индекса лиственницы Гмелина (даурской) принималась равной нулю, л. сибирской — 22, а л. Чекановского — 11 (табл. 50).

Однако при обобщении фактических материалов оказалось, что из-за значительной вариабельности ряда признаков сумма индексов может колебаться у лиственницы Гмелина от 0 до 4, л. сибирской — от 18 до 22, л. Чекановского — от 5 до 17.

Полученные блок-диаграммы (рис. 26) наглядно отражают видовой состав исследуемых популяций и степень развития гибридизации по мере продвижения с востока на запад от окраины ареала лиственницы Гмелина к восточной границе лиственницы сибирской.

Таблица 50

Морфологические признаки, использованные для оценки популяций лиственниц, и количественное выражение их, принятое для вычисления гибридных индексов

Признак	Л. Гмелина	Л. Чекановского	Л. сибирская
Средняя длина шишек, мм			
14—18	0		
18,1—20,0		1	
20,1—22,0		4	
22,1—24,0		7	
24			8
Среднее число чешуй в шишке, шт.			
19	0		
19—24		1	
24			2
Опушенность семенных чешуй			
отсутствует	0		
следы, мучнистый налет		1	
у основания чешуй		4	
до 50% поверхности		7	
50% до войлочного			8
Форма верхнего края семенных чешуй			
выемчатая, зазубренная	0		
слабовыемчатая, прямосрезанная		1	
округлая			2
Конфигурация плоскости семенных чешуй			
прямая	0		
переходная (совковообразная) или деформированная		1	
ложковидная			2
Суммарная теоретическая оценка гибридного индекса			
л. Гмелина	0		
л. Чекановского		11	
л. сибирской			22

Как следует из приведенных данных, в окрестностях Туры и в 145 км ниже по течению реки произрастают «чистые» популяции лиственницы Гмелина. Первые признаки гибридизации отмечаются примерно вблизи устья р. Учами, т. е. в 300 км от Туры ниже по течению р. Нижней Тунгуски. У части шишек здесь уже проявляются признаки, не свойственные лиственнице Гмелина — частичное опушение чешуй, округлая форма верхнего края. По мере дальнейшего продвижения на запад степень развития гибридизационных процессов усиливается (см. рис. 26) и в 190 км выше Туруханска у особей лиственницы Чекановского наблюдается примерно равное сочетание признаков родительских видов. Однако, вопреки ожиданиям, западнее этого пункта вновь преобладают черты, присущие лиственнице Гмелина. Очевидно, именно это обстоятельство побудило исследователей [Дылис, 1961; Круклис, Милютин, 1977] провести западную границу лиственницы даур-

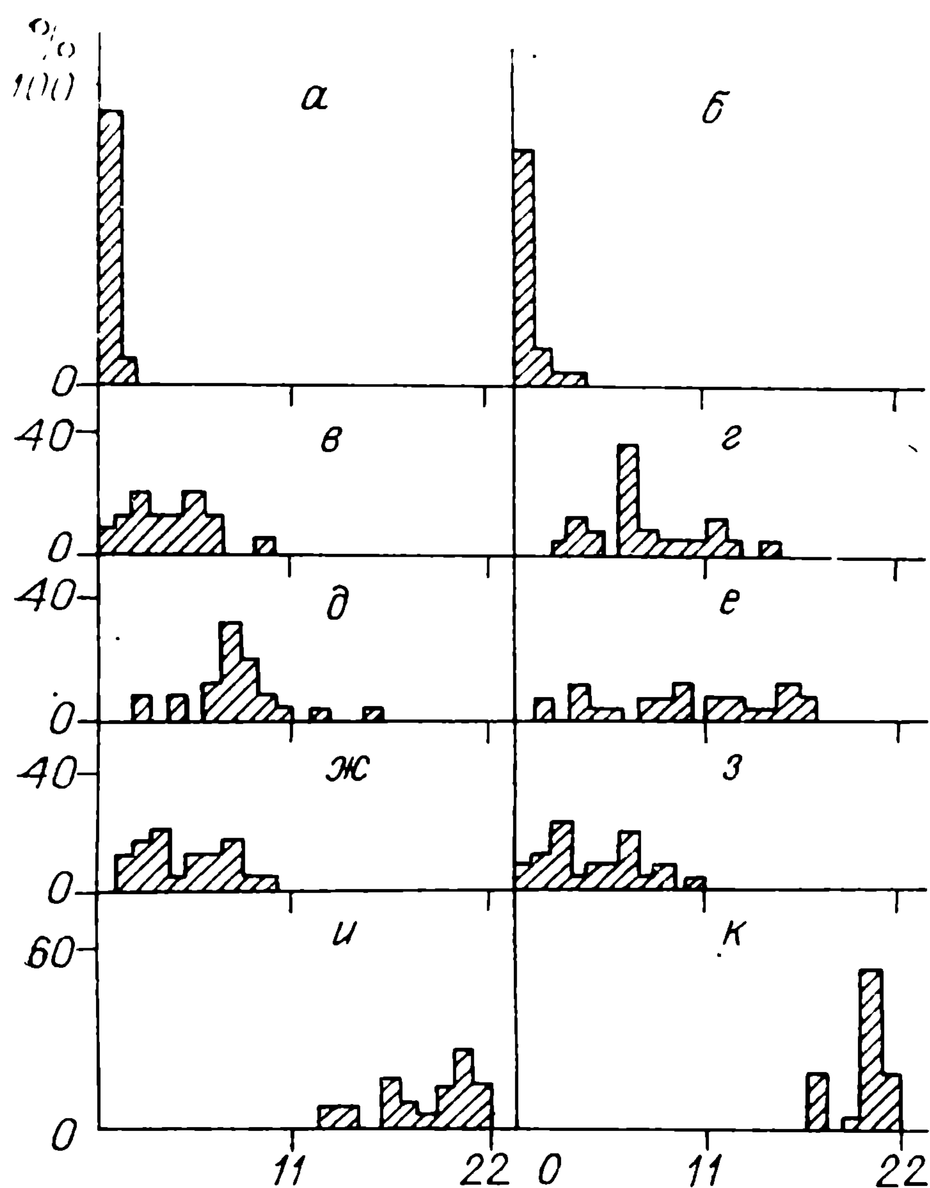


Рис. 26. Диаграммы популяций лиственницы в низовьях р. Ниж. Тунгуски, составленные на основе метода гибридных индексов.
а — Тура; *б* — 145 км ниже Туры; *в* — р. Учами; *г* — Тутончаны; *д* — Ногинск; *е* — 190 км выше Туруханска; *ж* — Большой порог; *з* — 100 км выше Туруханска; *и* — 50 км выше Туруханска; *к* — Туруханск; *о* — л. Гмелина; *11* — л. Чекановского, *22* — сибирская.

ской (Гмелина) в районе Большого Порога. Хотя фактически она пролегает значительно восточнее. Согласно нашим данным, ширина гибридной зоны в этом регионе составляет более 300 км. Чистые популяции лиственницы сибирской не распространяются далеко на восток от Енисея. Уже в 50 км восточнее Туруханска начинает стираться чистота признаков этого вида. На своеобразие развития гибридизации здесь оказывают влияние геоморфологические особенности, а также направление течения малых рек и переноса воздушных масс, которые в совокупности благоприятствуют экспансии лиственницы Гмелина на запад и юго-запад.

Наряду с методом гибридных индексов для характеристики взаимоотношений лиственниц Гмелина и Каяндера в полосе контакта ареалов мы применили многофакторный анализ. В частности, метод дендрограмм позволяет на основе комплексной оценки количественных признаков, представляющих диагностическую ценность, наглядно показать степень сходства изучаемых популяций. В качестве меры сходства использовано евклидово расстояние. При изучении «чистых» популяций лиственниц Гмелина и Каяндера, а также переходных форм между ними рассматривались следующие количественные признаки: длина и ширина зрелых шишек, угол отклонения семенных чешуй от оси и форма шишек, количественно выражаемая как отношение ширины шишек к их длине, т. е. в анализ включались признаки, видовые различия которых статистически достоверны.

Для оценки надежности метода дендрограмм первоначально были проанализированы по три «чистых» популяции изучаемых видов. В результате оказалось, что статистический межвидовой критерий (табл. 51) и позволяет легко различить эти лиственницы. «Ветви» дендрограммы (рис. 27) наглядно иллюстрируют не только видовые различия, но и степень межпопуляционной изменчивости. Так, в популяциях лиственницы Гмелина из Оленека единицы сходства варьируют от 0,000 до 0,0644, а лиственницы

Таблица 51

Матрица сходства лиственниц Гмелина и Каяндера в ЯАССР (в качестве меры сходства используется евклидово расстояние)

Географический пункт	Номер популяций	Л. Гмелина			Л. Каяндера		
		1	2	3	1	2	3
Пос. Оленек	1	0,0000					
	2	0,0333	0,0000				
	3	0,0644	0,0320	0,0000			
Пос. Батагай	4	0,3836	0,3066	0,3409	0,0000		
	5	0,4498	0,3712	0,4012	0,0967	0,0000	
	6	0,4426	0,3661	0,0973	0,0644	0,0478	0,0000

Каяндера из окрестностей Батагая — от 0,000 до 0,0967, т. е. эти значения позволяют одновременно по нескольким признакам в совокупности оценить сходство каждой популяции с другими.

Итак, убедившись в целесообразности применения этого метода, рассмотрим теперь группу популяций в бассейне р. Вилюй, где контактируют лиственницы Гмелина и Каяндера. На этом профиле мы включили в анализ по две популяции «чистых» видов и четыре популяции из зоны совместного произрастания. Полученные матрица (табл. 52) и дендрограмма сходства (рис. 28) показывают, что вдали от окраин ареалов популяции гибридизирующих видов существенно отличаются друг от друга. Статистический межвидовой критерий колеблется от 0,2681 до 0,3272.

Переходные популяции по этому комплексному показателю занимают промежуточное положение. Вычерченные «ветви» дендрограммы дают основание заключить, что на отрезке от с. Хоринцы, расположенного чуть западнее Верхневилюйска, и далее на восток до Вилюйска распространены гибридные формы, возникшие в полосе контакта ареалов лиственниц Гмелина и Каяндера. Значения критериев сходства свидетельствуют и о степени развития гибридизационных процессов (см. табл. 52, рис. 28, *а*).

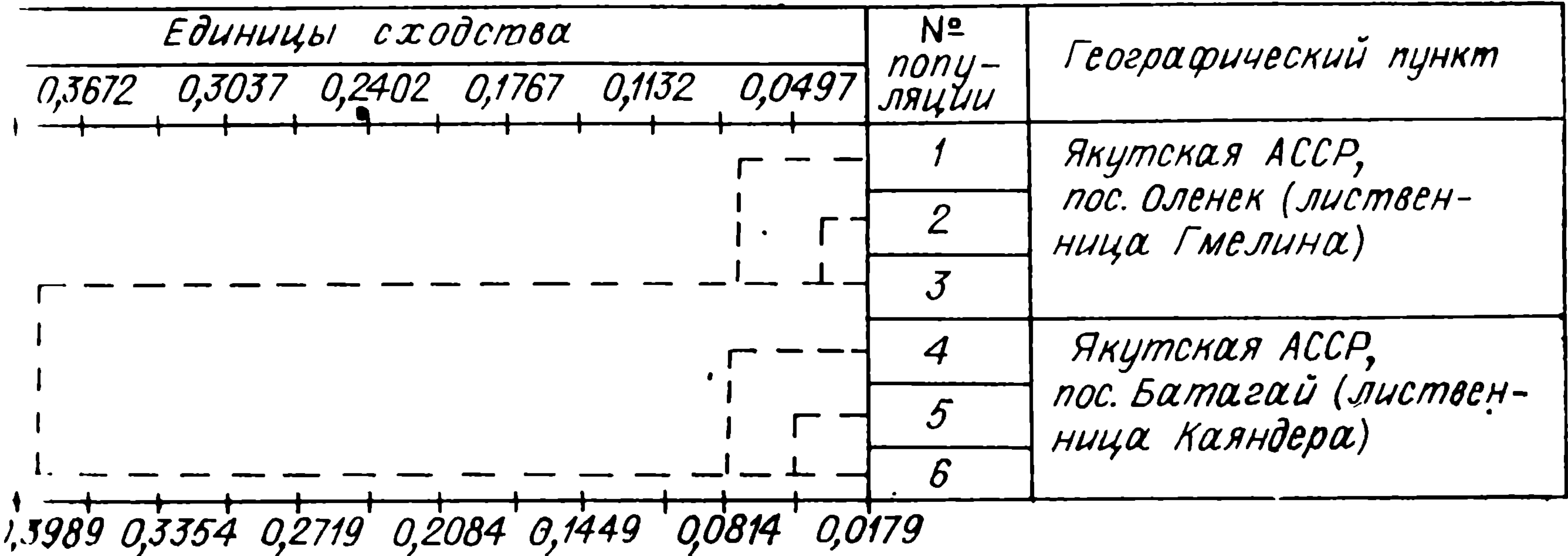


Рис. 27. Дендрограмма сходства популяций лиственниц Гмелина и Каяндера (в качестве меры сходства используется евклидово расстояние).

Матрица сходства лиственниц (в качестве меры

Географический пункт	Номер популяции	Л. Гмелина	
		1	2
			Бассейн
Г. Мирный	1	0,0000	
Г. Сунтар	2	0,0420	0,0000
С. Хоринцы	3	0,1231	0,0778
Г. Верхневилюйск	4	0,1257	0,0906
Г. Вилюйск	5	0,1819	0,1476
	6	0,1189	0,0920
Урочище Китчан, правый берег	7	0,3101	0,2812
р. Лены, напротив устья р. Вилюй	8	0,3693	0,3390
			Центральная
Ленский р-н, пос. Нюя	1	0,0000	
Правобережье р. Лены, в 40 км ниже пос. Нюя	2	0,0131	0,0000
Олекминский р-н:			
с. Дельгей	3	0,0691	0,0611
с. Кыллах	4	0,1125	0,1061
Г. Олекминск	5	0,1742	0,1668
Р. Русская речка	6	0,1468	0,1400
Олекминский р-н, пос. Малыкан	7	0,3617	0,3553
Г. Якутск	8	0,4946	0,4869
			Юг
Читинская обл.:			
пос. Бушулей	1	0,0000	
пос. Амазар	2	0,0276	0,0000
Амурская обл.:			
пос. Уруша	3	0,1262	0,1375
пос. Бам	4	0,0919	0,1032
пос. Большой Невер	5	0,2215	0,2340
с. Магдагачи	6	0,2089	0,2216
г. Шимановский	7	0,2629	0,2747
низовья р. Зеи	8	0,2641	0,2793

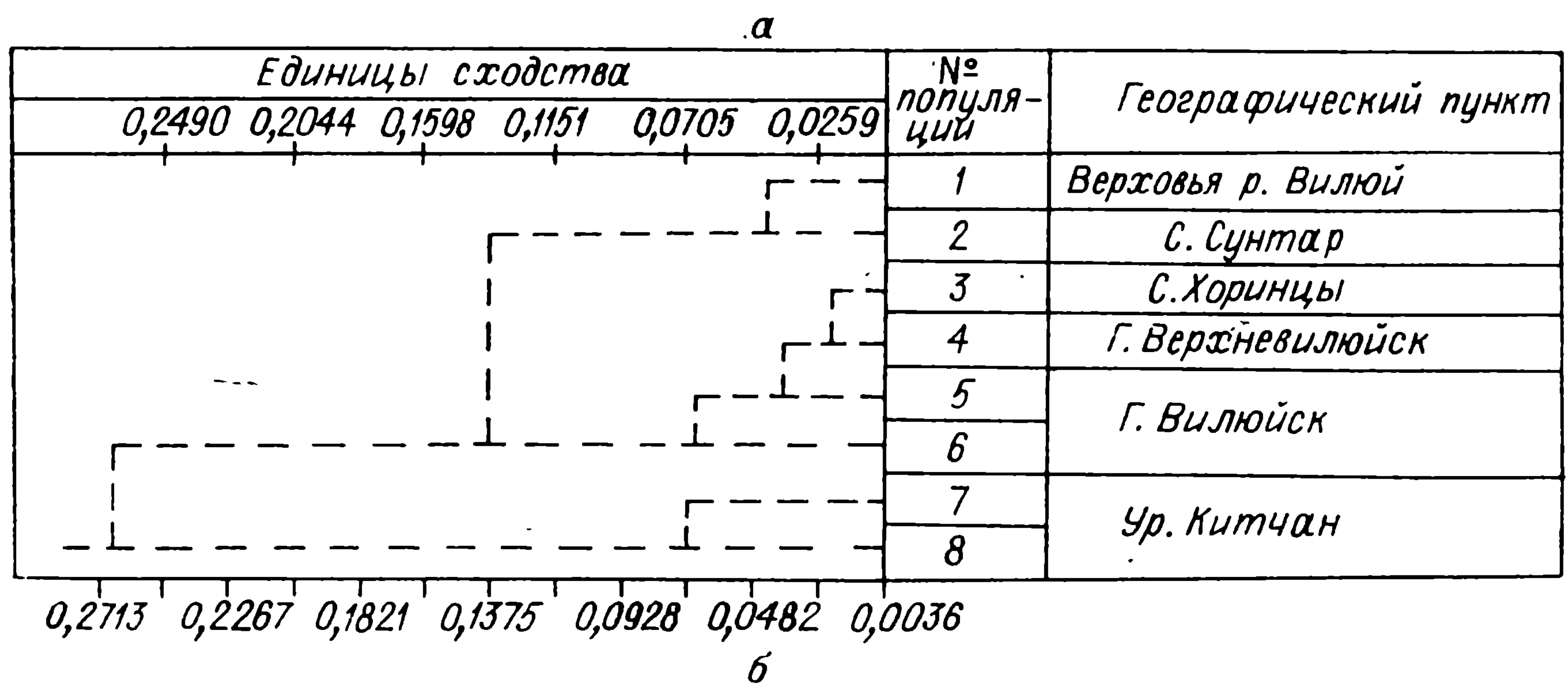
К примеру, одна популяция из окрестностей Вилюйска ближе к лиственнице Гмелина, а другая характеризуется приблизительно равным соотношением признаков родительских видов. Методом многофакторного анализа были оценены еще восемь популяций в среднем течении р. Лены (см. табл. 52, рис. 28, *б*) и восемь — в южной части ареалов (см. табл. 52, рис. 28, *в*). Это позволило не только установить и показать степень развития гибридизации между лиственницами Гмелина и Каяндера, но и проследить за географическим распространением переходных форм.

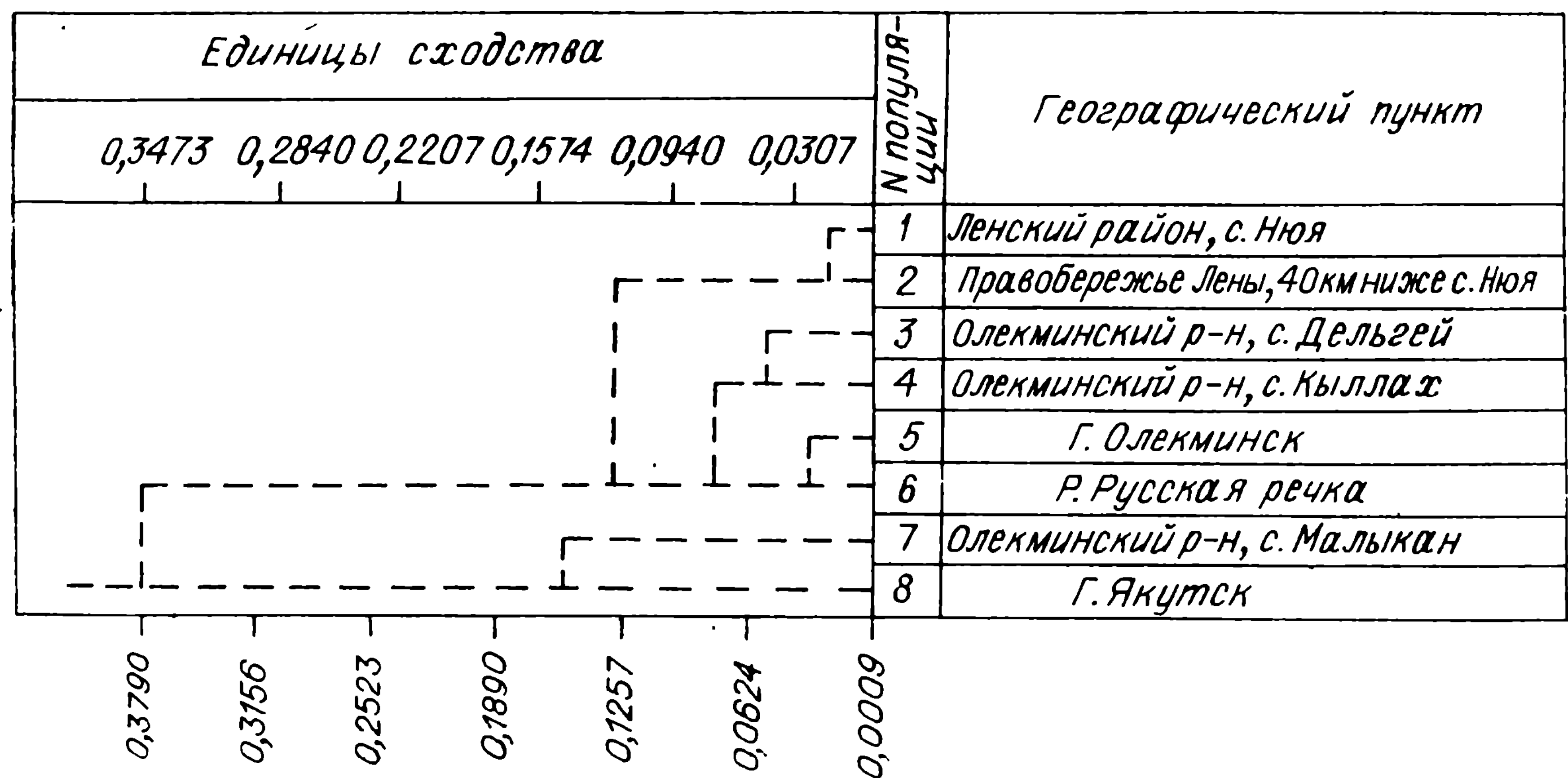
По нашему мнению, этот метод может быть применен и при изучении внутривидовой изменчивости лиственницы, поскольку дает возможность одновременно рассматривать целую группу коррелирующих признаков и сопоставлять исследуемые популяции.

сходства используется евклидово расстояние)

Гибридные формы				Л. Каяндера	
3	4	5	6	7	8
р. Вилюй (ЯАССР)					
0,0000					
0,0135	0,0000				
0,0623	0,0623	0,0000			
0,0312	0,0342	0,0695	0,000		
0,1977	0,1925	0,1490	0,1946	0,0000	
0,2523	0,2492	0,1966	0,2512	0,0696	0,00000
Якутия					
0,0000					
0,0463	0,0000				
0,1059	0,0625	0,0000			
0,0792	0,0348	0,0285	0,0000		
0,2949	0,2497	0,1899	0,2165	0,0000	
0,4275	0,3850	0,3256	0,3526	0,1498	0,0000
ареала					
0,0000					
0,0433	0,0000				
0,0975	0,1328	0,0000			
0,0861	0,1197	0,0142	0,0000		
0,1398	0,1725	0,0441	0,0548	0,0000	
0,1471	0,1769	0,0579	0,0644	0,0410	0,0000

Построение иллюстрированных диаграмм рассеивания или разброса является также одним из методов полиграфического анализа, предложенного Э. Андерсоном для изучения популяций гибридов. В отличие от обычного выравнивания точек в двухмерном поле, позволяющего учитывать соотношение только двух признаков, иллюстрированные диаграммы посредством условного обозначения формы точек и их цвета дают возможность привлекать одновременно три или четыре признака. В конечной диаграмме каждая точка показывает положение особи в популяции и соотношение между всеми принятыми для анализа диагностическими признаками. В такой интерпретации этот метод применялся при исследовании гибридных популяций березы [Коропачинский, 1971] и лиственницы [Милютин, 1974].





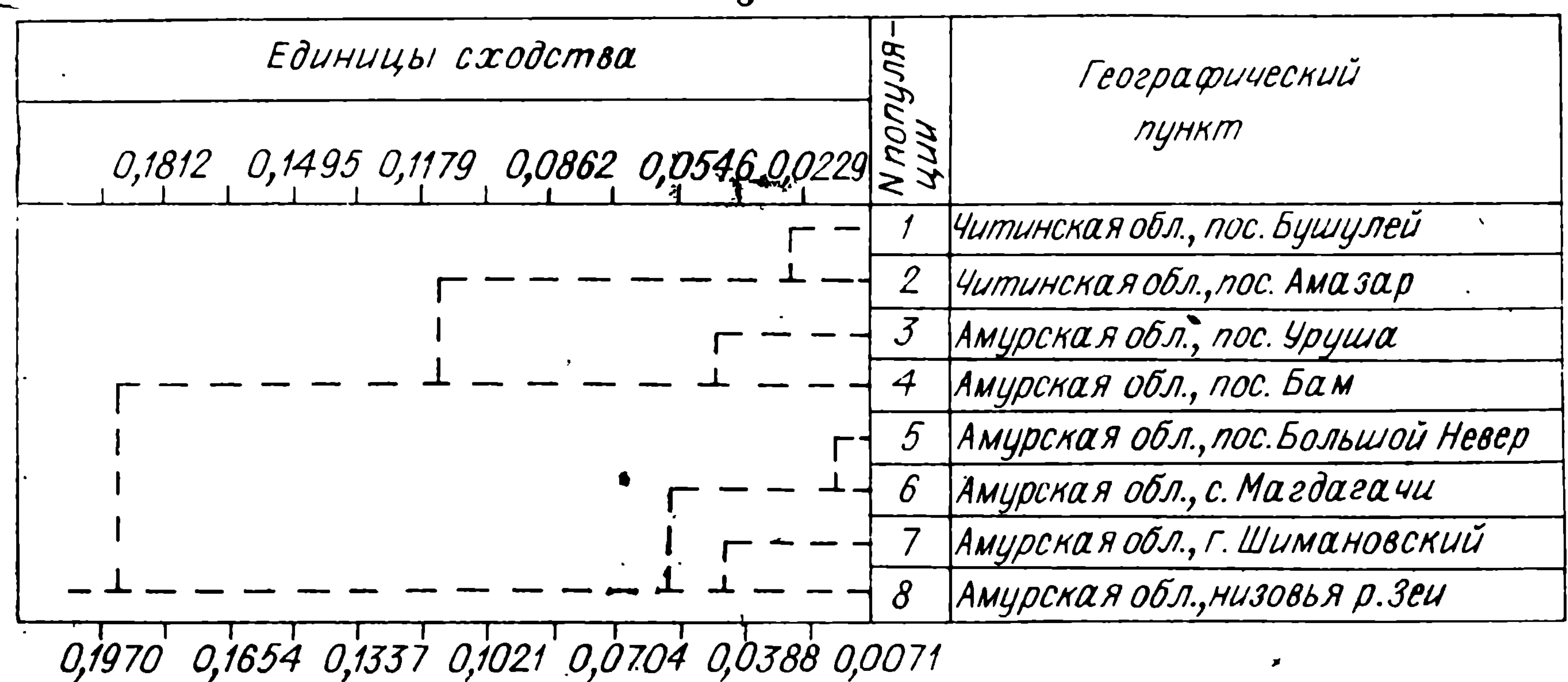


Рис. 28. Дендрограмма сходства популяций лиственниц в бассейне р. Вилюй (*а*), Центральной Якутии (*б*) и на юге ареала (*в*).

Популяции: *1*, *2* — лиственницы Гмелина; *3*—*6* — переходные в зоне контакта; *7*, *8* — л. Каяндера.

Чтобы показать степень сходства или различия большого числа популяций «чистых» видов и положение переходных форм гибридного происхождения, мы несколько модифицировали метод иллюстрированных диаграмм. С этой целью на ось абсцисс наносили средневариационные значения угла отклонения семенных чешуй от оси зрелых шишек, а на ось ординат—средневариационную ширину шишек. Форма точки показывает типичную для конкретной популяции форму шишек. Таким образом, каждая точка иллюстрирует уже положение в двухмерном поле не особи, а популяции и позволяет судить о степени сходства или различия с другими. Для анализа было взято по 50 «чистых» популяций лиственницы Гмелина и Каяндера из разных частей их ареалов и 26 — из зоны совместного произрастания, т. е. всего 126.

Как видно (рис. 29), по суммарной оценке основных диагностических признаков изучаемые виды отчетливо дифференцируются в двухмерном поле, что подтверждает их видовую самостоятельность и морфологическую обособленность.

Гибридные популяции занимают промежуточное положение между довольно компактными полями рассеивания популяций родительских видов. Это свидетельствует о том, что изучаемые виды лиственницы не контактируют непосредственно, как принято считать [Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978; и др.], а разделены на всем протяжении зоны совместного произрастания полосой переходных форм, которые в разном соотношении сочетают признаки гибридизирующих видов. В результате часть гибридных популяций, тяготеющих к окраинам ареалов, отличаются доминированием признаков соответствующего родителя, а в центральной зоне наблюдается примерно равное соотношение черт лиственниц, вступающих в контакт.

Итак, применение методов полиграфического и многофакторного анализа позволяет сделать следующие выводы:

Лиственницы Гмелина и Каяндера в полосе контакта ареалов вступают в гибридизацию и образуют непрерывный ряд переходных популяций, занимающих площадь около 350 тыс. км².

Степень развития гибридизационных процессов характеризуется постепенным нарастанием по мере продвижения от окраины ареала одного вида к границе другого.

В центральной зоне гибридные особи отличаются равным соотношением признаков родительских видов. Это отмечалось ранее и для наиболее изученной лиственницы

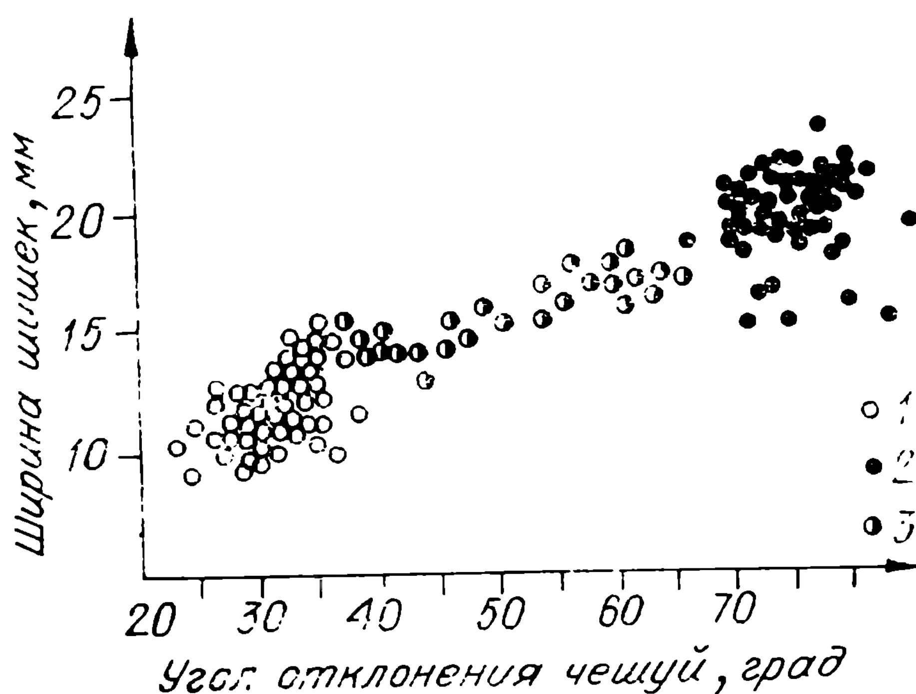


Рис. 29. Рассеивание популяций лиственниц Гмелина (*1*), Каяндера (*2*) и переходных форм (*3*) в зоне контакта ареалов (средневариационные значения).

Чекановского [Дылис, 1961; Коропачинский, Милютин, 1964; Милютин, Круклис, 1968; Карпель, 1974; Круклис, Милютин, 1978; и др.].

Дальнейшее изучение природных популяций лиственниц Гмелина и Каяндера в полосе совместного произрастания и контакта с другими видами представляет, на наш взгляд, несомненный научный и практический интерес, поскольку позволит дать материалы для более глубокого познания географии, систематики, эволюции и экологии основных лесообразующих пород Восточной Сибири.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований, проведенных в природных популяциях, установлено, что лиственницы Гмелина и Каяндера хорошо обособлены географически. Уточнены, а в ряде районов впервые очерчены границы ареалов изучаемых видов, что существенно меняет сложившиеся представления [Дылис, 1961; Бобров, 1972, 1978; Соколов и др., 1977], и это важно учитывать при лесорастительном, лесосеменном районировании, построении системы лесохозяйственных мероприятий. *Larix gmelinii* (Rupr) Rupr занимает территорию около 1,9, а *L. cajanderi* Mayr — 2,6 млн. км^2.

Доказано наличие интрогрессивной гибридизации между этими лиственницами и нанесена на карту полоса переходных гибридных форм. Общая площадь, занятая переходными популяциями, составляет примерно 350 тыс. км^2. По мере продвижения с севера на юг наблюдается значительное расширение контактной зоны.

Изучаемые лиственницы существенно различны между собой и с другими видами рода *Larix* по ряду эколого-биологических свойств. Установленные различия в потребности суммы положительных температур для начала цветения, семенном покое, сроках и характере рассеивания семян являются примерами экологической специализации и подтверждением видовой самостоятельности лиственниц Гмелина и Каяндера.

Сравнительное изучение полиморфизма восточно-сибирских лиственниц свидетельствует о значительном сходстве целой группы количественных и качественных признаков и наличии параллельных рядов их изменчивости.

Амплитуда эндогенной, внутри- и межпопуляционной изменчивости полифакториальных признаков (размеры зрелых шишек, число чешуй и степень их отклонения от оси), выражаемая коэффициентами вариации, не отличается видоспецифичностью и характеризуется в основном низким и средним уровнями. У окраин ареалов и в зонах контакта лиственниц сибирской и Гмелина, Гмелина и Каяндера повышенной вариабельности количественных признаков не наблюдается.

Качественные признаки генеративных органов (конфигурация плоскости семенных чешуй и их опушенность, форма верхнего края и форма шишек) проявляют высокую степень независимости от условий внешней среды. Они отличаются повышенной изменчивостью лишь у гибридных форм.

При диагностике лиственниц Гмелина и Каяндера в природной обстановке наиболее надежными признаками являются: а) угол отклонения семенных чешуй от оси; б) ширина зрелых шишек; в) форма шишек, количественно выражаемая как отношение их ширины к длине. Независимо от условий местопроизрастания и географического распространения у лиственницы Гмелина ширина шишек всюду меньше, а у л. Каяндера, наоборот, больше их длины. Форма шишек — признак строго наследуемый. Для *L. gmelinii* характерны овальные и яйцевидные шишки, а *L. cajanderi* — сплюснуто-шаровидные. Гибридные особи в зоне контакта родительских видов по этим признакам занимают промежуточное положение.

В качестве дополнительных диагностических признаков при значительном числе наблюдений могут привлекаться длина шишек и число чешуй в них, а также длина хвои и число хвоинок в пучке.

По конфигурации плоскости, форме верхнего края и опушенности семенных чешуй, пигментации и опушенности одногодичных побегов лиственницы Гмелина и Каяндера проявляют значительное сходство рядов относительного распределения, что ограничивает возможность применения их при диагностировании. Тем не менее эти качественные признаки отличают изучаемые лиственницы от других восточно-сибирских и дальневосточных видов.

Наличие географической зависимости в изменчивости наиболее важных для диагностики морфологических признаков дает основание разделить мнение Е. Г. Боброва [1972, 1978] относительно видовой самостоятельности лиственниц Гмелина и Каяндера.

Применение методов полиграфического и многофакторного анализа (наряду с биометрическими) позволило не только установить и проиллюстрировать наличие гибридизации лиственниц в зонах совместного произрастания, но и проследить за степенью развития этих процессов.

У восточной окраины ареала лиственница Каяндера контактирует с дальневосточными видами, что находит отражение в характере изменчивости ряда признаков (степень отклонения чешуй от оси, их конфигурация и очертание верхнего края, цвет побегов). Однако для выявления особенностей взаимоотношений лиственниц в этом регионе необходимо проведение специальных исследований.

Изложенные материалы по географическому распространению, сравнительной характеристике некоторых эколого-биологических свойств, изменчивости морфологических признаков и гибридизации мы рассматриваем как первый этап в сравнительном изучении лиственниц Гмелина и Каяндера на уровне природных популяций.

ЛИТЕРАТУРА

Абаимов А. П. Морфологическая изменчивость хвои лиственницы в бассейне р. Вилюй.— В кн.: Лиственница. Т. 8. Красноярск, 1977, с. 38—48.

Абаимов А. П. Некоторые особенности естественного возобновления лиственничных лесов в верховьях р. Вилюй.— В кн.: Лиственница и ее использование. Вып. 9. Красноярск, 1978, с. 9—15.

Абаимов А. П., Карпель Б. А. Об изменчивости шишек лиственницы в западных районах Якутии.— В кн.: Лиственница и ее использование. Вып. 9. Красноярск, 1978, с. 38—44.

Абаимов А. П., Коропачинский И. Ю. О полиморфизме лиственниц Гмелина и Каяндера.— Изв. СО АН СССР, 1979, № 5, Сер. биол. наук, вып. 1.

Абаимов А. П., Карпель Б. А., Коропачинский И. Ю. О границах ареалов восточно-сибирских видов лиственницы.— Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 118—120.

Аболин Р. И. Геоботаническое и почвенное описание Лено-Вилюйской равнины. М.: изд. АН СССР, 1929. 372 с.

Агроклиматический справочник по Иркутской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1959. 157 с.

Агроклиматический справочник по Красноярскому краю и Тувинской автономной области. Л.: Гидрометеоиздат, 1961. 287 с.

Агроклиматический справочник по Читинской области. Л.: Гидрометеоиздат, 1959. 131 с.

Агроклиматический справочник по Якутской АССР. Л.: Гидрометеоиздат, 1963. 145 с.

Агроклиматический атлас мира. Главное управление геодезии и картографии при Совете Министров СССР. М.— Л.: Гидрометеоиздат, 1972.

Алисов Б. П. Климатические области и районы СССР. М.: Огиз — Географгиз, 1947. 209 с.

Архангельский Д. Б. Некоторые палинологические данные о явлении интрогрессивной гибридизации.- Бот. журн., 1962, т. 47, № 7, с. 1025—1029.

Атлас Забайкалья. М.— Иркутск, 1967. 176 с.

Атлас лесов СССР. М., 1973. 222 с.

Баценко А. А., Милютин Л. И., Петренко Е. С., Круклис М. В. Динамика сезонного прироста лиственницы в различных районах Восточной Сибири.— Бот. журн., 1964, т. 49, № 11, с. 1629—1632.

Белык В. И. Некоторые данные по плодоношению даурской лиственницы в Якутии.— В кн.: Лиственница. Т. 2, сб. 34. Красноярск, 1964, с. 144—147.

Бирюков В. И. О морфологических формах лиственницы сибирской.— Лесн. журн., 1964, № 5, с. 28—31.

Бобров Е. Г. Об особенности флоры эрратической области (один из путей формообразования).— Сов. бот., 1944, № 2, с. 3—20.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири.— Бот. журн., 1961, т. 46, № 3, с. 313—327.

Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea* A. Dietr.— Новости систематики высш. раст., 1970, вып. 7, с. 5—40.

Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц.— В кн.: Комаровские чтения. Т. 25. Л.: Наука, 1972а. 95 с.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация, формообразование и смены растительного покрова.— Бот. журн., 1972б, т. 57, № 8, с. 865—879.

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука, 1978. 187 с.

Бондарцев А. С. Шкала цветов. М.: Изд. АН СССР, 1954. 27 с.

Бузыкин А. И. Леса Бурятской АССР.— В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 388—437.

Буровская Е. В. Плодоношение лиственничных древостоев в бассейне среднего и нижнего течения Подкаменной Тунгуски. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1966. 22 с.

Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М.— Л.: Огиз — Сельхозгиз, 1935. 60 с.

Васильев Я. Я. Восточно-Сибирская подобласть светлохвойных лесов.—В кн: Геоботаническое районирование СССР. М.— Л., 1947.

Васьковский А. П. Краткий очерк растительности, климата и хронологии четвертичного периода в верховьях рек Колымы и Индигирки и на Северном побережье Охотского моря.— В кн.: Ледниковый период. М., с. 510—545.

Вершняк В. М. Некоторые особенности возобновления лиственницы и сосны в Центральной Якутии.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Вып. 5. Якутск: изд. ЯФ СО АН СССР, 1974, с. 66—69.

Виппер В. Н. Влияние травяно-кустарничкового покрова на возобновление лиственницы даурской в Центральной Якутии.— В кн.: Возобновление и улучшение лесов. Новосибирск: изд. РИО СО АН СССР, 1964.

Виппер В. Н. Ольховник кустарниковый — *Alnaster fruticosus* (Rupr) — в лиственничных лесах Центральной Якутии.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Вып. 5. Якутск: изд. ЯФ СО АН СССР, 1974, с. 132—135.

Воскресенский С. С. Геоморфология Сибири. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1962.

Галактионова Т. Ф., Добрецова Л. А., Пермякова А. А. и др. Растительность бассейна р. Вилюй. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 135 с.

Гиляров М. С. Вид, популяция и биоценоз.— Зоол. журн., 1956, т. 33, вып. 4, с. 769—778.

Голубец М. А. Два подвида *Picea excelsa* Junk и вопрос об их ареалах.— Бот. журн., 1960, т. 44, № 5, с. 684—693.

Громова З. А., Козловский Д. Р. Естественное возобновление на местах рубок в лиственничных лесах среднего течения р. Камчатки.— В кн.: Лиственница. Т. 29. Красноярск, 1962, с. 35—43.

Гуков Г. В. Семеношение лиственниц Южного Приморья.— Лесн. хоз-во, 1960, № 9, с. 20—22.

Гуков Г. В. К систематике видов лиственницы Сихотэ-Алиня.— В кн.: Сборник научных трудов Благовещенского сельскохозяйственного института и Приморского сельскохозяйственного института. Вып. 27. Благовещенск, 1973, с. 28—34.

Гуков Г. В. Популяции лиственницы приморской на Дальнем Востоке и ее место в систематике рода *Larix*.— В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Вып. 90. Свердловск, 1974, с. 76—80.

Данченко А. М. Внутривидовая изменчивость берез бородавчатой и пушистой в Северном Казахстане. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1977. 24 с.

Деревья и кустарники СССР. Т. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 463 с.

Дерюжкин Р. И. Лесокультурное значение внутривидовой изменчивости лиственницы.— В кн.: Быстрорастущие и хозяйственно ценные древесные породы. М., 1958, с. 394—411.

Дробов В. П. Общий очерк растительности в бассейнах рек Нижней Тунгуски и Вилюя. Предварительный отчет о ботанических исследованиях в Сибири и Туркестане в 1914 г. Спб.: изд., Переселенческого управления, с. 101—119.

Дрожалов М. М. Постоянно улучшать лесной фонд СССР.— Лесн. хоз-во, 1979, № 9, с. 41—43.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. Материалы к систематике, географии и истории. М.: изд. МОИП, 1947. 137 с.
Дылис Н. В. К характеристике лиственничных лесов Алданского нагорья.— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1950, т. 3, с. 293—318.
Дылис Н. В. О генетико-селекционном и ботанико-географическом значении контакта ареалов лиственниц сибирской и даурской.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1959, вып. 11, с. 3—13.
Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока. М.: Изд-во АН СССР, 1961, 209 с.
Дылис Н. В. Лиственница. М.: Лесн. пром-сть, 1981.
Егоров О. В. Экология и промысел якутской белки. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 266 с.
Елагин И. Н. Сезонное развитие лиственничного леса.— Сообщ. Лаб. лесовед. АН СССР, 1962, вып. 6, с. 83—93.
Жуков В. М. Климат Бурятской АССР. Улан-Удэ, 1960.
Жуков А. Б., Коротков И. А., Кутафьев В. П. и др. Леса Красноярского края.— В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 248—320.
Завадский К. М. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
Зубов Ю. П. Леса Амурской области.— В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 538—551.
Иванова В. И. Краткий очерк растительности среднего течения реки Оленек.— В кн.: Материалы о растительности Якутии. Л., 1961, с. 69—93.
Ильченко Т. П. Сравнительный кариологический анализ лиственниц Приморья.— Лесоведение, 1973, № 6, с. 69—72.
Ирошников А. И. Структура популяций и селекция древесных растений.— В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 1, Красноярск, 1970а, с. 283—302.
Ирошников А. И. Изучение полиморфизма популяций древесных пород.— В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970б, с. 80—85.
Ирошников А. И. Закономерности внутривидовой изменчивости лиственницы сибирской и кедра сибирского.— В кн.: Доклады ученых — участников Международного симпозиума по селекции, генетике и лесному семеноводству хвойных пород. Пушкино, 1972, с. 26—37.
Ирошников А. И., Милютин Л. И., Черепнин В. Л., Щербакова М. А. Географическая изменчивость качества семян хвойных пород Сибири.— В кн.: Изменчивость древесных растений Сибири. Красноярск, 1974, с. 56—76.
Каппер О. Г. Хвойные породы. М.— Л.: Гослесбумиздат, 1954. 302 с.
Караваев М. Н. Геоботаническое районирование восточной части Центральноякутской равнины.— В кн.: Вопросы физической географии. М., 1958, с. 228—257.
Караваев М. Н., Скрябин С. З. Растительный мир Якутии. Якутск, 1971. 125 с.
Карпель Б. А. Сбор, обработка и хранение семян западной формы лиственницы даурской (практические рекомендации). Якутск, 1969а. 7с.
Карпель Б. А. О покое семян западной формы лиственницы даурской.— В кн.: Некоторые вопросы биохимии, физиологии и генетики животных и растений. Якутск, 1969б, с. 52—53.
Карпель Б. А. Сроки сбора шишек лиственницы даурской в Якутии.— Лесн. хоз-во, 1970, № 9, с. 36—38.
Карпель Б. А. О периодичности плодоношения и качестве семян лиственницы даурской западной формы.— В кн.: Биологические ресурсы суши севера Дальнего Востока. Владивосток, 1971а, с. 65—70.
Карпель Б. А. Плодоношение и качество семян лиственницы даурской в Юго-Западной Якутии.— В кн.: Исследование растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. Якутск, 1971б, с. 52—68.
Карпель Б. А. Хранение семян лиственницы даурской.— В кн.: Охрана природы Якутии. Иркутск, 1971в, с. 95—101.
Карпель Б. А. Изменчивость морфологических признаков шишек лиственницы даурской в Юго-западных приленских районах Якутии.— В кн.: Материалы о лесах Северо-Востока СССР, Якутск, 1975, с. 17—24.

Карпель Б. А., Медведева Н. С. Плодопошение лиственницы даурской в Якутии. Новосибирск: Наука, 1977. 117 с.

Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patschke.— В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 321—364.

Колычева З. Н. Плодоношение и посевные качества семян даурской лиственницы. Проблемы лиственницы даурской.— В кн.: Труды по лесному хозяйству и лесной промышленности Забайкалья. Вып. 1. Чита, 1960, с. 117—120.

Комаров В. Л. Введение в изучение растительности Якутии.— В кн.: Труды комиссии по изучению Якутской АССР. Т. 1, Л., 1926, с. 168.

Комаров В. Л. Класс *Coniferales*.— В кн.: Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934, с. 130—195.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.

Комаров В. Л. Краткий очерк растительности Сибири.— Избр. соч. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР, 1953, с. 9—215.

Коропачинский И. Ю. Об интрогрессивной гибридизации между *Betula pendula* Roth и *Betula microphilla* Bunge в Тувинской АССР.— Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук, 1966, вып. 2, с. 95—100.

Коропачинский И. Ю. Анализ гибридогенной изменчивости *Betula pendula* Roth и *Betula microphilla* Bunge в Алтае-Саянской горной области.— Изв. СО АН СССР, 1971, № 10. Сер. биол., вып. 2, с. 25—32.

Коропачинский И. Ю., Милютин Л. И. Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской в южной части их ареала.— В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М.: Наука, 1964, с. 20—31.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения.— В кн.: Полевая геоботаника. Т. 3. М.— Л.: Наука, 1966, с. 63—131.

Котляров И. И. К характеристике возобновительного процесса под пологом лиственничных лесов на юге Магаданской области.— В кн.: Материалы о лесах Северо-Востока СССР. Якутск, 1974, с. 29—39.

Кречетова Н. В. Особенности плодоношения лиственницы даурской.— Лесн. хоз-во, 1960, № 11, с. 42—43.

Круклис М. В. Некоторые особенности цветения лиственницы в Забайкалье.— В кн.: Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. Чита, 1967, с. 124—125.

Круклис М. В. Кариологический анализ хвойных растений Сибири. М., 1972. 147 с.

Круклис М. В. Характеристика кариотипов некоторых хвойных растений в связи с их эволюцией.— В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск, 1974, с. 95—101.

Круклис М. В., Милютин Л. И. Лиственница Чекановского. М.: Наука, 1977. 210 с.

Крылов Г. В. Леса Сибири и Дальнего Востока, их лесорастительное районирование. М.— Л.: Гослесбумиздат, 1960. 155 с.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 253 с.

Крючков В. В. Характер древостоев и форма роста деревьев у самых северных пределов их распространения.— В кн.: Жизнь Земли. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1972, № 8, с. 42—54.

Куваев В. Б. Лиственница на юге гор Путорана.— Лесоведение, 1971, № 5, с. 37—45.

Кутафьев В. П. Лиственничные леса Эвенкийской провинции.— В кн.: Исследования в лесах Сибири. Ч. 1. Красноярск, 1968, с. 7—11.

Лавренко Е. М. Об изучении процесса видообразования в природе.— Бот. журн., 1953, т. 38, № 6, с. 846—852.

Лавренко Е. М., Говорухин В. С., Пузанов И. И. Галарктическая область.— В кн.: БСЭ. Изд. 2-е. Т. 11. М.: Сов. энц., 1962, с. 587—593.

Лагов И. А. Некоторые эколого-биологические особенности форм *Larix sibirica* Ldb.— Бот. журн., 1959, т. 44, № 9, с. 1347—1351.

Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969. 766 с.
Лигачев И. Н. Изменчивость морфологических признаков и биологических свойств сосны обыкновенной в Бурятской АССР.— В кн.: Леса и лесное хозяйство Бурятской АССР. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 189—222.
Лигачев И. Н. Естественная межвидовая гибридизация дуба в горных лесах Северного Кавказа как фактор формообразования.— Лесоведение, 1971, № 6, с. 33—38.
Лузганов А. Г., Абаимов А. П. Роль речных бассейнов и ветра в расселении и эволюции лиственниц, кедра сибирского и других древесных пород.— В кн.: Лиственница. Т. 8. 1977, с. 31—38.
Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.
Мамаев С. А. Морфологическая изменчивость пыльцы сосны *Pinus silvestris L.*, произрастающей на Урале.— Бот. журн., 1965, т. 50, № 5, с. 680—685.
Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости.— Тр. Ин-та экол. раст. и живот. УФ АН СССР, Свердловск, 1968, вып. 60, с. 3—43.
Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. II. Амплитуда изменчивости.— Там же, 1969, вып. 64, с. 3—38.
Мамаев С. А. Внутривидовая систематика древесных растений и проблемы селекции.— В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970, с. 69—74.
Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. III. Экологическая изменчивость.— Тр. Ин-та экол. раст. и живот. УФ АН ССР, Свердловск, 1971, вып. 80, с. 3—29.
Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
Мамаев С. А. О закономерностях внутривидовой изменчивости древесных растений.— Тр. Ин-та экол. растений и живот. УФ АН СССР, Свердловск, 1974, вып. 82, с. 3—12.
Мамаев С. А., Некрасов М. С. Изменчивость шишек ели в лесах Среднего Урала.— Там же, 1968, вып. 60, с. 55—69.
Мамаев С. А., Рождественский Ю. Ф. Изменение анатомического строения хвои сосны обыкновенной в различных природно-климатических районах Предуралья.— Там же, 1969, вып. 64, с. 68—82.
Махнев А. К. О внутрипопуляционной и географической изменчивости и морфогенезе листьев *Betula* verr. Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Среднем Урале.— Там же, 1969, вып. 64, с. 39—66.
Медведева Н. С. Плодоношение лиственницы даурской на севере Якутии.— В кн.: Исследования растительности и почв в лесах Северо-Востока СССР. Якутск, 1971, с. 69—75.
Меницкий Ю. Л. Применение канонического и дискриминантного анализа в ботанике (на примере изучения кавказских дубов).— Журн. общей биол., 1968, т. 29, № 3, с. 272—296.
Меницкий Ю. Л. Дубы Кавказа. Обзор кавказских представителей секции *Quercus*. Л.: Наука, 1971. 196 с.
Милютин Л. И. Формы ели Брянской области, их лесоводственное и хозяйственное значение. Автореф. канд. дис. Красноярск, 1963. 20 с.
Милютин Л. И. Некоторые данные об изменчивости лиственницы Чекановского.— В кн.: Лиственница. Т. 2. Красноярск, 1964, с. 75—79.
Милютин Л. И. Интрогрессивная гибридизация и ее значение для селекции древесных пород Сибири.— В кн.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока (селекция, семеноводство и интродукция древесных пород). Красноярск, 1965, с. 18—23.
Милютин Л. И. Географическое распространение лиственниц Забайкалья.— В кн.: Вопросы горного лесоводства. Чита, 1966, с. 14—18.
Милютин Л. И. Задачи изучения естественной гибридизации древесных растений Дальнего Востока.— В кн.: Итоги изучения лесов Дальнего Востока. Владивосток, 1967, с. 221—222.

Милютин Л. И., Круклис М. В. Опыт анализа гибридных популяций лиственницы в Забайкалье.— Лесоведение, 1968, № 3, с. 100—104.

Милютин Л. И. Естественная гибридизация древесных растений и ее значение для лесной селекции.— В кн.: Лесная генетика, селекция и семеноводство. Петрозаводск: Карелия, 1970а, с. 75—79.

Милютин Л. И. Проблемы изучения гибридных популяций древесных растений.— В кн.: Вопросы лесоведения. Т. 1. Красноярск, 1970б, с. 303—310.

Милютин Л. И. Об изменчивости морфологических признаков лиственниц Забайкалья.— В кн.: Географические аспекты горного лесоведения и лесоводства. Чита, 1971, с. 87—90.

Милютин Л. И. Популяционная изменчивость как видовая характеристика древесных растений.— В кн.: Итоги научных исследований по лесоведению и лесной биогеоценологии. Вып. 3. М., 1973, с. 60—62.

Милютин Л. И. Интрогрессивная гибридизация лиственниц сибирской и даурской и структура популяций.— В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск, 1974а, вып. 90, с. 102—107.

Милютин Л. И. Естественная гибридизация сибирской и даурской лиственниц и популяционная структура лиственницы Чекановского.— В кн.: Состояние и перспективы развития лесной генетики, селекции, семеноводства и интродукции. Методы селекции древесных пород. Рига, 1974б, с. 201—204.

Милютин Л. И., Кутафьев В. П. О границах между ареалами лиственниц сибирской и даурской.— Изв. СО АН СССР, 1967, № 10. Сер. биол.-мед. наук, вып. 2, с. 91—97.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.— Л.: Госиздат, 1928. 365 с.

Надеждин В. В. Влияние географического происхождения семян лиственницы на ее рост в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1971. 129 с.

Нащокин В. Д. История лесной растительности Красноярского края в антропогене.— В кн.: Материалы по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1963, с. 281—291.

Недригайлов С. Н. Лесной покров и лесные ресурсы северо-западного края ЯАССР.— В кн.: Лесные ресурсы Якутии. Вып. 3. М., 1932.

Новосельцева И. Ф. Леса Читинской области.— В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 438—468.

Онучин В. С. К характеристике морфологических признаков лиственницы сибирской, произрастающей по горным хребтам Танну-Ола Тувинской АССР.— В кн.: Сборник материалов конференции по итогам научно-исследовательских работ за 1961 год. Красноярск, 1962, с. 109—111.

Панарин И. И. Типы лиственничных лесов Читинской области. М.: Наука, 1965. 102 с.

Панин В. А. Биологические и лесоводственные особенности форм ели среднетаежной зоны европейской территории СССР. Автореф. канд. дис. Новосибирск, 1960. 21 с.

Пармузин Ю. П. Среднесибирская страна.— В кн.: Красноярский край. Красноярск, 1962, с. 138—244.

Побединский А. В. Изучение лесовосстановительных процессов. Изд. 2-е, доп. и перераб. М.: Наука, 1966. 60 с.

Поварницын В. А. Почвы и растительность р. В. Ангары.— Тр. Совета по изуч. производ. сил. АН СССР. Сер. Вост.-Сиб., 1937, вып. 4, с. 7—137.

Поварницын В. А. Леса даурской лиственницы СССР.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1949, т. 54, вып. 3, с. 53—67.

Поздняков Л. К. Плодоношение одиночных семенников лиственницы даурской.— Лесн. хоз-во, 1957, № 11, с. 80.

Поздняков Л. К. Естественное возобновление даурской лиственницы в бассейне Яны.— Тр. Ин-та леса АН СССР, 1958, т. 37, с. 95—107.

Поздняков Л. К. Лиственничные и сосновые леса Верхнего Алдана. М.: Изд-во АН СССР, 1961а. 175 с.

Поздняков Л. К. Леса верхнего течения Яны.— В кн.: Материалы о лесах Якутии. Вып. 7, 1961б, с. 162—242.
Поздняков Л. К. Плодоношение и посевные качества семян даурской лиственницы.— В кн.: Лиственница и ее использование в народном хозяйстве. М.: изд. ЦБТИ лесн. пром-сти, 1961в, с. 51—57.
Поздняков Л. К. Биология плодоношения даурской лиственницы в Центральной Якутии.— Бот. журн., 1962, т. 47, № 7, с. 1000—1006.
Поздняков Л. К. Посевные качества семян восточной расы даурской лиственницы и их географическая изменчивость.— В кн.: Лиственница. Т. 3. Красноярск, 1968, с. 139—152.
Поздняков Л. К. Леса Якутской АССР.— В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 469—537.
Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М.: Наука, 1975. 309 с.
Полозова Т. Г. О самых северных местонахождениях лиственницы (*L. dahurica* Turcz.) и кустарниковой ольхи (*Alnaster fruticosus* Ledeb.) в низовьях реки Лены.— В кн.: Материалы о растительности Якутии. Л., 1961, с. 291—294.
Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе.— Тр. по прикл. бот., ген и сел., 1927, т. 17, вып. 1, с. 221—290.
Попов М. Г. Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции.— В кн.: Дневник Всесоюзного съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 года. Л., 1928, с. 92—93.
Попов М. Г. Избр. соч. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1958. 488 с.
Правдин Л. Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция. М.: Наука, 1964а. 190 с.
Правдин Л. Ф. Ближайшие задачи научных исследований и практики по лесной генетике и селекции в Сибири.— В кн.: Селекция древесных пород в Восточной Сибири. М.: Наука, 1964б, с. 5—19.
Правдин Л. Ф. Некоторые соображения о понятиях «биогеоценоз» и «популяция» в лесоведении.— Лесоведение, 1969, № 5.
Правдин Л. Ф. Современное учение о популяциях и вопросы эволюции.— В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций. Свердловск, 1974, вып. 90, с. 13—21.
Правдин Л. Ф. Ель европейская и ель сибирская в СССР. М.: Наука, 1975. 178 с.
Правдин Л. Ф. Значение генетики в развитии учения о лесе.— В кн.: Научные основы селекции хвойных древесных пород. М.: Наука, 1978, с. 7—27.
Правдин Л. Ф., Коропачинский И. Ю. Изменчивость ели (*Picea abies* (L.) Karst) на территории Евразии.— В кн.: Пути и методы обогащения дендрофлоры Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1969, с. 68—73.
Пугач Е. А. Индивидуальная изменчивость лиственницы Сукачева на Среднем Урале. Автореф. канд. дис. Свердловск, 1964. 25 с.
Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР/Под ред. Е. М. Лавренко и В. Б. Сочавы. Т. 1. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 460 с.
Розенберг В. А. Об использовании лиственничных лесов северных районов Дальнего Востока.— В кн.: Лиственница и ее использование в народном хозяйстве СССР. М., 1961, с. 10—18.
Сенчукова Г. В. Об изменчивости морфологических признаков лиственницы даурской.— В кн.: Сборник трудов Дальневосточного НИИ лесного хозяйства. Вып. 9, 1969, с. 309—323.
Сергиевская Л. П. Флора Забайкалья. Вып. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1966. 93 с.
Синская Е. Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений.— В кн.: Проблемы популяций у высших растений. Вып. 2. Л.: Сельхозиздат, 1963.
Смагин В. Н., Ильинская С. А., Коротков И. А. и др. Лесорастительное районирование Сибири.— В кн.: Первое Всесоюзное совещание по проблемам районирования лесного фонда СССР. Красноярск, 1977, с. 8—11.

Смирнов А. В. Леса Иркутской области.— В кн.: Леса СССР. Т. 4. М.: Наука, 1969, с. 350—387.
Соколов С. Я., Связева О. А. Хорология древесных растений СССР. М.— Л.: Наука, 1965. 38 с.
Соколов С. Я., Связева О. А., Кубли В. А. Ареалы деревьев и кустарников СССР Т. 1. Л.: Наука, 1977. 162 с.
Сочава В. Б. Лиственничные леса.— В кн.: Растительный покров СССР. Пояснительный текст к геоботанической карте СССР. М.— Л.: Изд-во АН СССР. Т. 1, 1956, с. 249—318.
Средняя Сибирь. М.: Наука, 1964. 479 с.
Стариков Г. Ф. Лиственница в Магаданской области.— В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Сб. 3. Магадан, 1957, с. 55—68.
Стариков Г. Ф. Леса Магаданской области. Магадан, 1958. 223 с.
Сукачев В. Н. Растительность верхней части бассейна р. Тунгира Олекминского округа Якутской области.— Тр. Амурской экспедиции, 1912, вып. 16, с. 1—286.
Сукачев В. Н. К истории развития лиственниц.— В кн.: Лесное дело. М.— Л.: Новая деревня, 1924, с. 12—44.
Сукачев В. Н. О двух новых ценных для лесного хозяйства породах.— Тр. по лесн. хоз-ву и лесн. пром-сти, 1931, т. 10, с. 1—20.
Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934. 614 с.
Сукачев В. Н., Зонн С. В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
Тимофеев В. П. Лиственница в культуре. М.— Л., 1947. 296 с.
Тимофеев В. П. Выращивание лиственницы.— В кн.: Внедрение лиственницы в лесные культуры. М.: Лесн. пром-сть, 1968, с. 18—76.
Тимофеев П. А. Долинные лиственничные леса Средней Лены.— В кн.: Биологические проблемы Севера. Вып. 5, 1974, с. 128—132.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
Тихомиров Б. Н., Коропачинский И. Ю., Фалалеев Э. Н. Лиственничные леса Сибири и Дальнего Востока. М.— Л.: Гослесбумиздат, 1961. 163 с.
Тихомиров Б. Н., Фалалеев Э. Н. Лиственничные леса СССР и перспективы их освоения.— В кн.: Лиственница и ее использование в народном хозяйстве СССР. М., 1961, с. 5—9.
Тихомиров Б. А., Штепа В. С. К характеристике лесных форпостов в низовьях р. Лены.— Бот. журн., 1956, т. 41, № 8. с. 1107—1122.
Ткаченко М. Е. Общее лесоводство. Л.: Гослестехиздат, 1939. 745 с.
Толмачев А. И. О распространении древесных пород и о северной границе лесов в области между Енисеем и Хатангой.— Тр. Полярной комис. АН СССР, 1932, вып. 3, с. 1—29.
Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 243 с.
Тюлина Л. Н. Лиственничные леса северо-восточного побережья Байкала и западного склона Баргузинского хребта.— Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3 (Геобот.), 1954, вып. 9.
Тюлина Л. Н. Очерк лесной растительности верхнего течения Алдана.— Тр. Ин-та биол. ЯФ СО АН СССР, 1957, вып. 3, с. 83—138.
Тюлина Л. Н. Лесная растительность среднего и нижнего течения р. Юдомы и низовьев р. Мая. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 222 с.
Тюлина Л. Н. Лесная растительность средней и нижней части бассейна Учура. М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 149 с.
Урбах В. Ю. Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 322 с.
Уткин А. И. Некоторые особенности распространения корневых систем древесных пород в холодных почвах.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1958, вып. 9, с. 64—71.
Уткин А. И. Краткая характеристика лиственничных лесов Центральной Якутии.— Изв. СО АН СССР, 1959, № 3, с. 89—97.
Уткин А. И. О естественном возобновлении лиственницы даурской в Центральной Якутии.— Сообщ. лаб. лесовед. АН СССР, 1960, вып. 2.

Уткин А. И. Леса Центральной Якутии. М.: Наука, 1965.

Фалалеев Э. Н. Лиственничные леса бассейна р. Подкаменной Тунгуски.— В кн.: Лиственница и ее использование в народном хозяйстве СССР. М., 1961, с. 27—31.

Флора СССР. Т. 1. Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 302 с.

Флора Путорана. Материалы к познанию особенностей состава и генезиса горных субарктических флор Сибири. Новосибирск. 1976. 245 с.

Хасанов Н. Х. Адаптация различных видов лиственниц на Среднем Урале.— Тр. Уральск. лесотехн. ин-та, Свердловск, 1973, вып. 27, с. 61—67.

Хасанов Н. Х., Пугач Е. А. Изменчивость хвои у лиственницы в географических посевах в Западном Предуралье.— В кн.: Теоретические основы внутривидовой изменчивости и структура популяций хвойных пород. Свердловск, 1974, вып. 90, с. 145—149.

Черемхин С. С. Леса верхнего течения реки Вилюя.— В кн.: Материалы о лесах Якутии. Вып. 7. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 243—260.

Чугунов Б. В. Основные типы лесов Ленского района ЯАССР и лесовозобновление в них.— Тр. Ин-та биологии ЯФ СО АН СССР, 1955, вып. 1, с. 147—171.

Чугунов Б. В. Возобновление леса в Юго-Западной Якутии.— В кн.: Материалы о лесах Якутии. Вып. 7. М.: Изд-во АН СССР, 1961, с. 260—323.

Чугунова Р. В. Лесовозобновление на гарях.— В кн.: Проблемы охраны природы Якутии. Якутск, 1963, с. 49—56.

Чугунова Р. В. Гари Южной Якутии и их лесовозобновление.— В кн.: Леса Южной Якутии. М., 1964, с. 110—143.

Чугунова Р. В. Возобновление лиственницы даурской в Жиганском районе ЯАССР.— В кн.: Исследования растительности и почвы в лесах Северо-Востока СССР. Якутск, 1971, с. 76—82.

Чугунова Р. В. Сезонный прирост подроста лиственницы даурской в Олекминском районе ЯАССР.— В кн.: Лиственница и ее использование. Вып. 9. Красноярск, 1978, с. 45—53.

Шапошников Г. Х. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей.— В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука, 1974, с. 106—173.

Шишков И. И. К вопросу о формовом разнообразии ели.— Лесн. хоз-во, 1957, № 5, с. 13—15.

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 492 с.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск, 1962. 439 с.

Шутилов В. А. Интрогрессивная гибридизация и изменчивость кавказских видов дуба.— Бот. журн., 1968, т. 53, № 2, с. 243—253.

Щербаков И. П. Об изучении зимнего покоя у древесных растений.— Изв. СО АН СССР, 1960, № 4.

Щербаков И. П. Типы леса Южной Якутии.— В кн.: Леса Южной Якутии. М., 1964, с. 5—109.

Щербаков И. П. О восстановлении лесной растительности на крайнем северном пределе в Евразии.— Изв. СО АН СССР, 1965а, № 8. Сер. биол.-мед. наук, вып. 2, с. 53—61.

Щербаков И. П. Типы лесов среднего течения реки Алдана и лесовозобновление в них.— В кн.: Доклады на XVI научной сессии Якутского филиала СО АН СССР. Якутск, 1965б.

Щербаков И. П. Лесорастительное районирование Якутской АССР.— В кн.: Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1965в, с. 32—38.

Щербаков И. П. Лесовозобновление на лесосеках Северо-Восточной Якутии.— В кн.: Охрана природы Якутии. Иркутск, 1971.

Щербаков И. П. Лесной покров Северо-Востока СССР. Новосибирск: Наука, 1975. 343 с.

Щербаков И. П., Уртаев Г. Т. Леса и лесная промышленность Якутии. М.— Л., 1961. 108 с.

Andersson E. Introgressive hybridization. N. Y., Wiley, 1949. 109 p.

Bobrov E. G. Introgressivs Hybridization Sippenbildung und Vegetationsänderung.— Feddes repert. Spec. nov. regni veget., 1973, Bd 84, N 4, S. 273—293.

Engler A. U., Prantе K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 13. 2 ed. Leipzig, 1926.

Gaussen H. Les Gymnorpermes actuelles et fossiles.— Trav. Lab. forest. Toulouse, 1966, v. 2, N 1.1.8, p. 503—534.

Patschke W. Über die esitra — tropischen ostasiatischen Coniferen.— Engler's Bot. Jahrn., 1913, N 48, p. 651—655.

Szafer W. Plioccnska flora okolic czorstyna i jey stosunek do Pleistocenu. Warszawa.— In: Prace Inst. Geol. Warszawa, 1954, Zesz. 11. 240 p.

Wright J. W. Genetics of forest tree improvement.— FAO Forest. and For. Prod. stud. Rome, 1962, N 16.

1 р. 30 к.